Die Urgeschlechtszellen von Amblystoma.

Ein Beitrag
zur Kenntnis der Keimbahn der Urodelen Amphibien.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät

der

vereinigten Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg

vorgelegt von

REINHOLD SCHAPITZ
aus Schoenebeck a. E.

HALLE a. S. 191[illegible]

Sonder-Abdruck
aus dem
Archiv für mikroskopische Anatomie
Bd. 79, Abt II, 1912.
Verlag von Friedrich Cohen in Bonn.

Die Urgeschlechtszellen von Amblystoma.

Ein Beitrag

zur Kenntnis der Keimbahn der Urodelen Amphibien.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät

der

vereinigten Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg

vorgelegt von

REINHOLD SCHAPITZ

aus Schoenebeck a. E.

ACAD. LIBR. BIOL. BAT.

Sonder-Abdruck

aus dem

Archiv für mikroskopische Anatomie

Bd. 79, Abt II, 1912.

Verlag von Friedrich Cohen in Bonn.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544726_0055

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Halle.

Die Urgeschlechtszellen von Amblystoma.

Ein Beitrag zur Kenntnis der Keimbahn der Urodelen Amphibien.

Von

Reinhold Schapitz, cand. zool.

Hierzu Tafel IV, Va, Vb und 3 Textfiguren.

Einleitung.

Seit den ersten Entdeckungen, durch die Weismanns Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas veranlasst wurde, durch die sie weiter gestützt und — für viele Wirbellose wenigstens — in gewissem Sinne bewiesen wurde, sind in rascher Folge zahlreiche Arbeiten auch über die Keimbahn der Wirbeltiere erschienen. Ähnliche unzweifelhafte und lückenlose Rückverfolgungen wie bei Ascaris (Boveri [1892]) und Cyclopiden (Haecker [1897]) liegen indessen noch nicht vor.

Die ihrer Entwicklung nach ältesten Stadien der Keimbahn, die schon fertige Eier und Samenfäden enthalten, sind naturgemäss am besten untersucht. So sind wir über die Differenzierung der Oogonien und Spermatogonien zu reifen Geschlechtsprodukten hinreichend orientiert. Die jüngsten Stadien der Keimbahn jedoch, vom frühesten Erscheinen der Urgeschlechtszellen bis zur Anlage der indifferenten Genitalanlage, sind noch wenig erforscht. Ganz abgesehen davon, dass ein Zusammenhang der „Urgeschlechtszellen" mit den Oogonien und Spermatogonien und so mit den definitiven Geschlechtsprodukten noch nicht für alle Fälle erwiesen ist und von einigen Forschern, so Winiwarter und Sainmont (1909[1]), beharrlich bestritten wird, herrschen die verschiedensten Anschauungen über Ort und Zeit der Entstehung der ersten Urgeschlechtszellen. Es gilt in dieser Hinsicht durchaus noch dasselbe, was Semon (1887) ausführt: „Gerade die wichtigsten Fragen, diejenigen, die sich auf die Entstehung der Keimprodukte

[1]) Die Jahreszahlen hinter den Autornamen geben das Erscheinungsjahr der angezogenen Arbeiten an. Diese sind danach im Literaturverzeichnis aufzufinden.

und ihre Beteiligung beim Aufbau der Geschlechtsorgane beziehen, sind teils noch ganz dunkel, teils widersprechen sich die Beobachter bei ihrer Beantwortung in den Hauptpunkten."

So sind die Urgeschlechtszellen des Amphioxus nur bis zu ihrer Entstehung aus Peritonealzellen („Grenzzellen"[1]) rückverfolgt. (Hatscheck [1884], Boveri [1892], Zarnick [1904].) Bei Myxinoiden ist nur das Zustandekommen der indifferenten Keimanlage bekannt. (Cunningham [1887], Maas [1897], Schreiber [1904].) Für Teleostier liegen die widersprechendsten Angaben über die erste Keimbahnstrecke vor. Einmal ist der Zeitpunkt, an dem die ersten deutlichen Urgeschlechtszellen auftreten, strittig und nach einzelnen Familien anscheinend verschieden. Andererseits gehen die Anschauungen über ihre Abkunft auseinander. So führt Nussbaum (1880) die Urgeschlechtszellen der Teleostier auf Zellen zurück, denen ab ovo eine besondere Stellung zukommen soll, ohne allerdings Beweise dafür zu liefern. Er findet Urgeschlechtszellen („Geschlechtszellen") im Peritonealepithel und sagt von ihnen (S. 24): „Es ist nicht schwer, sich davon zu überzeugen, dass kein Übergang zwischen beiden Zellenarten (nämlich Peritonealzellen und Urgeschlechtszellen) stattfindet". Hoffmann (1886) ist jedoch durchaus anderer Ansicht. Er findet sie am gleichen Ort, „kann aber in den Ureiern der Knochenfische nichts anderes als umgebildete und höher differenzierte Peritonealzellen erblicken, welche sich in den jüngsten Entwicklungsstadien schon ganz bestimmt durch indirekte Kernteilung vermehren". Eine ähnliche Entstehung gibt J. Mac Leod (1881) für die Urgeschlechtszellen von Hippocampus, Gobius, Sygnathus an. Er sagt (S. 515): „Primitivement, chez des embryons plus jeunes, il n'y a aucune trace de ces cellules. Elles apparaissent relativement fort tard. Pour ce motif nous croyons . . . . que ces éléments sont le résultat d'une différenciation des cellules endothéliales, et nous ne pouvons admettre avec Nussbaum . . . . qu'il s'agit ici de cellules n'ayant aucun lien de parenté avec l'endothélium péritonéal." Eigenmanns Angaben (1892) scheinen noch am meisten für Nussbaums Auffassung zu sprechen. Er verfolgt bei Mikrometrus

[1]) Diese „Grenzzelle", welche an der Stelle, wo Cutisblatt und skelettogenes Skleralblatt sich vereinigen, liegt, ist weiter auf schon viel früheren Larvenstadien nachgewiesen.

die Urgeschlechtszellen zunächst bis zu der Zeit, wo sich der Blastoporus schliesst. An besonders günstigen Objekten ist er sogar imstande, sie bis auf Furchungszellen fünfter Ordnung zurückzuführen. Jedoch kann er nicht alle Urgeschlechtszellen auf seine zwei Stammzellen, eine rechts und eine links im Entoderm des Embryos zwingend zurückführen. Für vorhandene Urgeschlechtszellen ist ein Zusammenhang nicht nachzuweisen, „unless they early migrate from their original position". Mir scheint sogar, dass Eigenmanns Befunde bei näherem Hinsehen auch nichts anderes zeigen, als eine Umwandlung von anderen Zellen in Urgeschlechtszellen. Er gibt zwar an, dass sie sich auf gewissen Stadien durch bestimmte Färbbarkeit scharf unterscheiden. Aber gerade in den entscheidenden Stadien versagt nach Eigenmanns Angabe dieses Unterscheidungsmerkmal, so dass schliesslich nur noch die Grösse der Zellen einen Unterschied bilden soll. Seine Bilder sind aber hierin nicht überzeugend. Grösse und Kernstruktur der Urgeschlechtszellen sind nicht auf allen Stadien gleich, so dass besonders die ersten Urgeschlechtszellen den Zellen des umgebenden Gewebes wahrscheinlich ähnlicher sind als den Urgeschlechtszellen der älteren Stadien, — wahrscheinlich, denn seine schematischen Bilder lassen über die eigentliche Beschaffenheit der surrounding cells ebenso wie über die der Urgeschlechtszellen („prominently standing out from the other cells") kein rechtes Urteil gewinnen.

Ebensowenig übereinstimmende Angaben über die Herkunft und das erste Auftreten der Urgeschlechtszellen liegen für die Selachier vor. Hier werden sie entweder auch direkt auf Furchungszellen zurückgeführt (Balfour [1878], Beard [1900/1904], Woods [1902]) oder als umgewandelte Peritonealzellen angesprochen, besonders auch die sekundären und die zwischen zwei Brunstperioden neu auftretenden Geschlechtszellen (Ludwig [1874], Semper [1875]).

Von Ganoiden, Petromyzonten und Dipnoern ist Herkunft und erstes Auftreten der Urgeschlechtszellen nicht studiert.

Für Reptilien ist nach den Untersuchungen Hoffmanns (1889) an Lacerta und besonders in den letzten Jahren Allens (1906) an Chryemys eine Einwanderung in die Genitalregion wahrscheinlich gemacht. Und zwar lässt sie Hoffmann, wie bei Knochenfischen, Knorpelfischen und Amphibien, so auch hier sich

aus Peritonealzellen „differenzieren“, während sie Allen schon im Entoderm „findet“. In gleicher Weise behauptet Jarvis (1910) bei Phrynosoma ein frühzeitiges Auftreten der Urgeschlechtszellen im Entoderm, von wo sie teils in die Genitalregion einwandern und Urgeschlechtszellen werden, teils von ihrer Route abkommen („leave this path“) und degenerieren sollen. Ebenfalls im Entoderm findet sie Gasparro (1908) und Trinci (1908) bei Gongylus, Lacerta, Seps, Anguis.

Auch bei Vögeln ist eine Einwanderung der Urgeschlechtszellen in die Genitalregion, also ihre Entstehung an anderem Ort erwiesen. Ihre Abkunft ist jedoch auch hier strittig. Nussbaum (1903) fand sie schon am zweiten Bebrütungstage und nach ihm sollen sie auch hier auf Furchungszellen direkt zurückzuführen, jedenfalls Gebilde sui generis sein. Andere Autoren haben jedoch auch für Vögel morphologische Übergänge zwischen generativen und somatischen Zellen beobachtet und leiten sie daher aus Mesodermzellen ab, besonders konstatieren sie die Neubildung von Urgeschlechtszellen in älteren Embryonen aus Peritonealzellen.

Bei Säugetieren endlich ist die Entstehung der Urgeschlechtszellen völlig unaufgeklärt. Die ersten Genitalzellen treten in der fertigen Leiste auf, und es ist nicht bekannt, ob sie hierhin einwandern oder an Ort und Stelle entstehen, auch ist es strittig, ob aus den zuerst beobachteten Urgeschlechtszellen tatsächlich Oogonien und Spermatogonien hervorgehen (Winiwarter, Sainmont [1908], Michalkowicz [1885]). Nur Rubaschkin (1909) behauptet das frühzeitige Auftreten ausserhalb des Keimepithels und die Beteiligung der Urgeschlechtszellen an der Bildung der definitiven Geschlechtsprodukte.

Hinsichtlich der Amphibien liegen die besten Resultate vor. Besonders die letzte zusammenfassende Arbeit über den Ursprung der Geschlechtszellen bei den Amphibien aus der Feder Dustins (1908) bringt einen kritischen Überblick über die Arbeiten an Amphibien und eigene Untersuchungen über Triton alpestris, Rana fusca, Bufo vulgaris.

In Übereinstimmung mit Angaben Göttes (1869) über Bombinator igneus, Hoffmanns (1886) über Triton cristatus, Rana temporaria und esculenta, Bufo cinereus und Alytes obstetricans und Halls (1904) über Amblystoma findet er eine

paarige, symmetrische, scheinbar metamere aus dem Mesoderm hervorgehende Urgeschlechtszellenanlage, im Gegensatz zu Nussbaum (1880) und Bouin (1900) und neuerdings Kuschakewitsch und Allen (1907), die bei Amphibien eine unpaare in der Radix Mesenterii im hinteren Drittel des Tieres liegende Anlage beschreiben.

Weit entfernt davon, hier eine umfangreiche Literaturübersicht und ein kritisches Referat über den heutigen Stand der Keimbahnforschung zu geben, möchte ich nur folgenden mir wichtig erscheinenden Widerspruch aus den bisherigen Ausführungen über das erste Auftreten der Urgeschlechtszellen herausgreifen.

Ein Teil der Beobachter ist der Ansicht, dass die Urgeschlechtszellen bestimmte embryonale Charaktere, so den Dotterreichtum, die eigentümliche Chromatinverteilung und die durch sie bedingte Färbbarkeit der Kerne u. a., länger behalten als die somatischen Zellen, die diese Charaktere frühzeitig verlieren. Nach diesen Autoren wären also in frühen Stadien somatische und generative Zellen noch gleich, trotzdem glauben sie die generativen dennoch weiter unterscheiden und rückverfolgen zu können (Nussbaum, Eigenmann, Balfour u. a.).

Die anderen Untersucher geben eine „Differenzierung" gewisser Zellen (die bis dahin nicht unterscheidbar sind) zu Urgeschlechtszellen an. Auch nach ihnen haben die wohl charakterisierten Urgeschlechtszellen schliesslich einen von den somatischen Zellen durchaus verschiedenen Habitus; jedoch ist dieser auf bestimmten jüngeren Stadien nicht mehr nachzuweisen, nicht aber deswegen, weil auf solchen die somatischen Zellen anderen Charakter zeigten und den Urgeschlechtszellen ähnlich wären — wenn das auch immerhin bis zu einem gewissen Grade der Fall sein mag —, sondern weil vielmehr die Urgeschlechtszellen ihren differenten Habitus noch nicht ausgebildet haben, also als „Urgeschlechtszellen" überhaupt noch nicht vorhanden sind (Hoffmann u. a.). Nach den einen sind also die Urgeschlechtszellen ab ovo Gebilde sui generis, während sie nach anderen sich erst auf verhältnismässig älteren Stadien dazu „differenzieren".

Das Kriterium für das Vorhandensein von Urgeschlechtszellen ist nun, solange kein für somatische Zellen und generative Zellen differentes Chemicum zur Verfügung steht, nur in den

morphologischen Unterschieden zwischen beiden Zellenarten gegeben. Es ist mir nicht klar, wie im Sinne der ersten Anschauung die den somatischen Zellen auf einem bestimmten Stadium morphologisch gleichwertigen generativen Zellen unterschieden oder weiter zurückverfolgt werden können. Wenn auf einem bestimmten jüngeren Stadium die Urgeschlechtszellen ihre unterscheidenden Charaktere „verlieren" und alle Zellen morphologisch gleichwertig erscheinen, so darf hier kein physiologischer Unterschied mehr behauptet, und Urgeschlechtszellen dürfen auf noch jüngeren Stadien aus logischen Gründen nicht mehr unterschieden werden.

Während nun die früheren Beobachter bei ihren Darstellungen von einem beliebigen jüngsten Stadium ausgingen, in dem nach ihnen die „ersten" Urgeschlechtszellen auftreten, habe ich es für zweckmässig gehalten, auch in der Darstellung die Wege zu gehen, die aus begreiflichen Gründen die Untersuchung einschlägt. Und zwar habe ich von einem Stadium, wo Urgeschlechtszellen einwandfrei festgestellt werden können, die als solche unzweifelhaft charakterisierten Zellen bis zu den Stadien zurückverfolgt, wo sie mit allen ihren Charakteren zuerst auftreten (Kap. I). Von da ist nach oben gehend weiter untersucht, ob Urgeschlechtszellen zu Oogonien und Spermatogonien werden, ob sie alle dazu werden, und ob noch andere Zellen sich an der Bildung dieser Elemente beteiligen (Kap. III u. IV). In Kapitel I sind demgemäss die Urgeschlechtszellen ohne Rücksicht auf die Gesamtausbildung und Lagebeziehung der Genitalanlage im Embryo beschrieben, dagegen ist in Kapitel III und IV eine zusammenfassende Darstellung der Keimbahn bis zur Ausbildung der indifferenten Keimleiste mit Rücksicht auf die Gesamtentwicklung gegeben. Als Kapitel II ist eine kurze Betrachtung über Urgeschlechtszellen ähnliche Zellen anderer Embryonalanlagen eingeschoben.

Die Untersuchungen, die sich von November 1909 bis Juli 1911 erstrecken, sind im Zoologischen Institut zu Halle begonnen und zu Ende geführt. Als Objekt lag Amblystoma mexicanum in zahlreichen Laichen vor. Dieses jetzt in Deutschland viel von Aquarienliebhabern gezogene Tier ist ein ganz vorzügliches Objekt für Keimbahnstudien, vor allem wegen der grossen Zellelemente und der scharf von den umgebenden somatischen

Zellen unterschiedenen Urgeschlechtszellen. Es sind beide Formen, die schwarze wie die albinotische, gleich gut für diese Zwecke geeignet, wenigstens zeigten sich bei meinen Untersuchungen Unterschiede nicht. Nur sei bemerkt, dass der Laich von rein weissen Eltern weniger widerstandsfähig zu sein scheint.

Bevor ich mich in medias res begebe, wünsche ich Herrn Prof. Dr. Haecker meinen Dank auszusprechen, der mich zu dieser Arbeit angeregt und sie in allen ihren Teilen mit stets regem Interesse überwacht und gefördert hat, ferner Herrn Privatdozent Dr. Brüel, der meine zoologischen Studien von ihrem Beginn an, und so auch diese Arbeit, geleitet und in kritische Bahnen gelenkt hat. Für seine Winke in technischen Fragen danke ich Herrn Privatdozent Dr. Japha. Um die Aufzucht des Laichs hat sich Herr Präparator Neumeister und Herr cand. rer. nat. Pernitzsch verdient gemacht. Letzterer hat auch zu Zeiten, wo ich nicht im Institut anwesend sein konnte, die Konservierung des Materials besorgt.

Material und Methoden.

Zu den Untersuchungen wurden Eier und Larven von Amblystoma mexicanum (Cope) aus den mir von Herrn Prof. Haecker in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellten Zuchten verwendet. Fast alle Beobachtungen wurden an konserviertem Material und auf Schnittpräparaten gemacht. Die Embryonen lassen sich mühelos aus den gallertigen Eihüllen herausschneiden und fixieren. Zum Fixieren der Eier und Larven habe ich stets das Zenkersche Gemisch benutzt. Die Flemmingsche Flüssigkeit störte bei meinen Untersuchungen durch die Schwärzung mit Osmium, und die Schnitte nahmen dabei die Färbemittel, die aus bestimmten Gründen benutzt werden mussten, nur schlecht auf. Fixiert wurde 24 Stunden; danach folgte Aq. dest., Alk. 60 %, 75 % mit Jod in Jodkalium nach Mayer, Alk. 90 %, 96 % und Alk. abs. je 24 Stunden. Eingebettet wurde mit Chloroform und Paraffin, da Xylol die dotterhaltigen Embryonen für das Schneiden zu brüchig machte. Von Färbemitteln gab die besten Bilder Böhmers Hämatoxylin, und zwar liegen die Vorzüge dieser zu Unrecht vernachlässigten Farbe in der bequemen Differenzierung und vor allem darin, dass sie für die Kerne der Urgeschlechtszellen und die der somatischen Zellen bis in die jüngsten Stadien sehr gut unterscheidbare Färbungen ergibt.

Kapitel I.

Ich begann meine Untersuchungen an frischgeschlüpften Larven und Embryonen, die kurz vor dem Ausschlüpfen standen. Wenn schon das absolute Alter, in dem die Larven die Eihülle verlassen, ziemlichen Schwankungen unterworfen ist — Tiere, die im Heizaquarium gehalten wurden, in dem eine Durchschnittstemperatur von 25° herrschte, schlüpften schon am 12. Tage nach der Eiablage[1]) aus, während andere im Dezember 1909 im ungeheizten Zimmer bei durchschnittlich 10° noch nach 25 Tagen keine Eigenbewegungen zeigten und erst mit 40 Tagen die Eihülle verliessen — so ist doch das relative Alter beim Ausschlüpfen ziemlich gleich. Das zeigt die Länge des Körpers, die Ausbildung der Kiemen, die Grösse des Darmlumens und die Zahl der angelegten Urwirbel. Im folgenden sind für alle Altersangaben eine lückenlose Serie des Laichs vom 6. und 7. März 1910. ♂ weiss, ♀ schwarz, 5—15 Tage alt (p. c.) und eine Serie des Laichs vom 24. Februar 1910, ♂ weiss, ♀ weiss, 16—26 Tage alt (p. c.) zugrundegelegt und das Alter der Tiere anderer Laiche auf diese beiden Laiche bezogen.

Stadium I: 20 Tage p. c.

Die frischgeschlüpften Larven messen etwa 10 mm, wovon 2 mm auf den Kopf, 4 mm auf den Rumpf und 4 mm auf den Schwanz entfallen. Sie haben jederseits drei einfache Kiemen: Extremitäten sind noch nicht angelegt. Das relative Alter kennzeichnen etwa 30 Somitenpaare. Die Cloake liegt auf der Grenze vom 19. und 20. Somitenpaar, die beiden Wolffschen Gänge münden etwa beim 18. Somit in die Cloake. In der Nähe der Wolffschen Gänge, von ihrer Einmündung bis in die Nähe der Vorniere reichend, also etwa vom 16. bis 9. Somit, liegen die Urgeschlechtszellen. Querschnitte durch diese Genitalregion zeigen folgendes Bild hinsichtlich der hier interessierenden Verhältnisse.

Rechts und links von der Aorta verläuft jederseits ein Wolffscher Gang, dem ein kleineres Blutgefäss anliegt (Vena renalis revehens). Seitlich werden diese Zellkomplexe von den Somiten eingeschlossen. Die Somite bestehen aus deutlichen

[1]) Im weiteren Verlauf der Arbeit beziehen sich auch alle anderen Altersangaben auf die Eiablage und die mit ihr gleichzeitige Befruchtung und sind durch p. c. (post copulam) gekennzeichnet.

Muskelfasern. Da, wo sie in den Raum zwischen Wolffschem Gang und der Vena cardinalis eingedrungen sind, zeigen sich schon die Anlagen der Urnierenkanälchen. Die Splanchnopleura liegt dem Darm schon dicht an, während die Somatopleura nahe an der ektodermalen Körperwand liegt, so dass die sekundäre Leibeshöhle schon ein recht grosses Lumen hat. Dorsal stossen die Epithelien der beiden Seitenplatten bereits zusammen und bilden das Aufhängeband des Darmes. In der Nähe dieses Aufhängebandes, der Radix Mesenterii, finden sich nun die Urgeschlechtszellen, und zwar liegen sie dorsal von der Somatopleura mittwärts und unterhalb der Wolffschen Gänge.

Die Urgeschlechtszellen (Fig. 1) zeichnen sich durch ihre Grösse vor allen anderen Zellen aus. Ihre Kerne sind blasig aufgetrieben, hantelförmig, lappig oder wurstförmig. Das Kernplasma ist hellgefärbt und von nur wenigen gleichmässig verteilten ganz feinen chromatischen Körnchen und Fädchen erfüllt, dagegen sind stets grosse regelmässige runde Nucleolen vorhanden, die sich mit Plasmafarbstoff stark färben, und zwar meist ebensoviele wie Kernlappen. Man könnte an eine Gonomerie der Kerne denken (Haecker [1902]), jedoch habe ich, wenn auch zweilappige Kerne mit zwei Nucleolen die Regel bilden, auch einfache und dreilappige mit entsprechend vielen Nucleolen gefunden. Das Zellplasma ist von zahlreichen Dotterplättchen erfüllt und enthält stets viele braun bis schwarz gefärbte Pigmentkörnchen. Das Zusammenvorkommen dieser Charaktere unterscheidet die Urgeschlechtszellen auf diesem Stadium von den Zellen aller anderen Gewebe. Alle anderen Zellen haben einen von dem der Urgeschlechtszellen mindestens in einigen von diesen Punkten durchaus verschiedenen Habitus. Bei der Wichtigkeit für unseren Gegenstand sei nochmals wiederholt: sie sind vor allem in der Regel kleiner, sodann besitzen sie keine oder doch nur wenig Pigmentkörnchen, ausgenommen die Pigmentzellen, ferner haben sie keine Dotterplättchen, hier ausgenommen die Zellen der Wolffschen Gänge, die des Darmes und einige Zellen des Ektoderms, endlich sind alle Kerne in diesem Stadium durch grossen Chromatinreichtum ausgezeichnet, wenn auch hier wiederum die Kerne der Wolffschen Gänge und einiger Zellen des Ektoderms (siehe Kapitel II)

eine Ausnahme bilden und hierin gewisse Ähnlichkeit mit den Kernen der Urgeschlechtszellen haben. An der Hand dieser charakteristischen morphologischen Unterschiede muss der Zusammenhang der Urgeschlechtszellen mit den Oogonien und Spermatogonien aufzufinden sein und andererseits versucht werden, die Herkunft der Urgeschlechtszellen selber festzustellen.

Stadium H: 19 Tage p. c.

Das nächst jüngere Stadium zeigt gegen das beschriebene folgende Unterschiede. Zwischen Chorda und Aorta liegt ein im Querschnitt einzelliger Strang, die Subchorda. Die Radix Mesenterii erscheint auf ein Minimum verkürzt (Fig. 2). Die Leibeshöhle hat ein ausserordentlich kleines Lumen, sodass Splanchnopleura und Somatopleura einander beinahe berühren. Die Urgeschlechtszellen liegen näher an den Wolffschen Gängen, die ihrerseits weiter von der mittleren Lage dorsal vom Darm nach den Seiten gerückt sind. Die Anlage der Urnierenkanälchen ist als eine Zellschicht mit dunkler gefärbten Kernen am unteren Rande der Somite zu erkennen (Hall [1904]). Das Darmlumen ist sehr eng und noch nicht von einem besonderen Epithel ausgekleidet. Der ganze Darm besteht aus einer dichten Dottermasse, die Zellgrenzen sind verwischt. Der Charakter der Urgeschlechtszellen ist der gleiche wie im vorigen Stadium. Unter den Zellen der anderen Gewebe fallen einige durch grossen Dotterreichtum auf, doch sind die Urgeschlechtszellen scharf von ihnen unterschieden. Während nun aber bei den frischgeschlüpften Larven die Urgeschlechtszellen einen dünnen, im Querschnitt ein- bis zweizelligen kontinuierlichen Strang bildeten, haben wir in diesem Stadium eine perlschnurartige Anordnung der Urgeschlechtszellen im Verlauf der Anlage, einmal eine, dann wieder fünf bis sechs im Querschnitt (Fig. 3 und 25 und Textfig. 2): gelegentlich ist die Anlage auf 10—20 μ unterbrochen.

Stadium G: 18 Tage p. c.

Dieses An- und Abschwellen der Urgeschlechtsanlage tritt noch stärker in den nächst vorhergehenden Stadien hervor. Hier ist das Darmlumen verschwunden, das Entoderm besteht aus einer im Querschnitt kreisrunden Dottermasse mit wenig Kernen. Somatopleura und Splanchnopleura liegen dicht zusammen und

bilden eine einheitliche Seitenplatte, die aber immer noch deutlich zweischichtig ist. Jedoch berühren die beiden Seitenplatten einander über dem Darm nicht mehr, sondern erscheinen verkürzt. In der gleichen Richtung wie die dorsalen Enden der Seitenplatten erscheinen die Wolffschen Gänge und die Urgeschlechtszellen von der Mitte weg nach abwärts verlagert.

Während nun in den bisher beschriebenen Stadien die Urgeschlechtszellen jederseits auf einen Raum beschränkt waren, den der untere Rand des Somits, ein Stück der Darmperipherie oder das dorsale Ende der Seitenplatte, der Wolffsche Gang und die Aorta bezw. Vena cardinalis begrenzten, so finden wir in diesem Stadium zum erstenmal ausserhalb dieses Raumes Urgeschlechtszellen mit allen vorbeschriebenen Charakteren, im Verlauf der Anlage nur einige, und zwar den unteren Rändern der Somite angefügt. In einigen Fällen sind diese Zellen mit der längs den Wolffschen Gängen verlaufenden Genitalanlage im Zusammenhang, in anderen Fällen sind sie dagegen durch quer verlaufende Blutgefässanlagen völlig von der eigentlichen Anlage getrennt oder liegen an Stellen, wo die Genitalanlage unterbrochen ist. Es handelt sich bei diesen ausserhalb der Anlage liegenden Urgeschlechtszellen — ich nenne sie „extraregionale“ — wahrscheinlich um von dem normalen Weg abgeirrte Geschlechtszellen; entweder sind sie schon auf jüngeren Stadien von ihrer Route abgekommen (haben sich vielleicht wieder sekundär der Anlage genähert), oder sie sind aus der soweit fertigen Anlage durch andere Gewebekomplexe herausgedrückt bezw. abgeschnürt (Fig. 4). Es erhebt sich die Frage nach ihrem Verbleib. An drei Möglichkeiten wird man denken: Degeneration dieser Elemente, Rückwanderung in die Genitalanlage oder endlich Annahme der Charaktere derjenigen Gewebe, in die sie gerade geraten sind. Für die Richtigkeit der letzten Annahme scheinen mir einige Bilder zu sprechen, wo an einen Übergang vom Charakter der Urgeschlechtszellen zu dem der Somitzellen gedacht werden könnte (Fig. 5). Wenn man einerseits nicht verkennen darf, dass hier die Möglichkeit besteht, dass sich Urgeschlechtszellen neu bilden und der Anlage zuwandern, so halte ich das andererseits doch deshalb für ausgeschlossen, weil sie meist von der Anlage durch Gewebsstränge getrennt sind, die sie, da diese sich vergrössern, schon 24 Stunden später nicht mehr überwinden

können. Ich werde jedoch weiter unten (Kapitel III) noch auf die extraregionalen Urgeschlechtszellen einzugehen haben und wende mich deshalb zum nächst jüngeren Stadium.

Stadium F: 17 Tage, p. c.

In diesem Alter sind extraregionale Urgeschlechtszellen zahlreicher als in den bisher besprochenen späteren Stadien. Die Gesamtorganisationshöhe ist nur wenig von der im letztbeschriebenen Stadium verschieden. Verfolgt man jedoch die Genitalregion auf Querschnitten von vorn nach hinten, so zeigt sich in diesem Stadium etwas Neues. Die Genitalanlage liegt nicht in allen ihren Teilen in gleicher Höhe, sondern je mehr nach hinten wir gelangen, desto mehr erscheint sie ventralwärts verlagert, bis sie schliesslich — unter dem 16. Somit auf der rechten Seite — fast unter den Wolffschen Gang zu liegen kommt, wo sie im engsten Zusammenhang mit ihm und der Seitenplatte auftritt (Fig. 6). Die Lage weist uns auf die weitere Abkunft der Urgeschlechtszellen. Im allgemeinen ist ja die Entwicklung im vorderen Ende eines Embryos der im hinteren Ende etwas voraus. Man hat also die Berechtigung, aus Erscheinungen im hinteren Ende eines Embryos Schlüsse für die Herkunft und Ursache der gleichen Verhältnisse in seinem vorderen Teile zu ziehen. Es müssen demnach, wenn anders die Urgeschlechtszellen in allen Teilen der Anlage eine gleichartige Entstehung haben, in einem noch früheren Stadium auch im vorderen Teile der Genitalregion die Urgeschlechtszellen im gleichen Zusammenhang mit dem Wolffschen Gange und der Seitenplatte auftreten. Und das ist in der Tat der Fall (Fig. 7, 8, 10, 11).

Stadium E: 14 Tage p. c.

Ich bilde zunächst einen Querschnitt durch den hinteren Teil der Genitalregion eines 14 Tage alten Embryos ab (Fig. 7). Er zeigt, dass der Zusammenhang mit dem Wolffschen Gang und der Seitenplatte enger ist, als in allen vorbeschriebenen Stadien. Auch hier schon ragt das terminale Ende der Seitenplatte unter den Urgeschlechtszellen als schmales Band — im Querschnitt eine Zelle — dorsal über den Darm hervor.

Stadium D: 12 Tage p. c.

Bei 12tägigen Embryonen ist dies noch nicht der Fall, so dass Wolffscher Gang und Genitalanlage auch im vorderen Teil

über dem terminalen Ende der Seitenplatte verlaufen (Fig. 8). Die Seitenplatte selbst ist auf diesem Stadium undeutlich zweischichtig, jedenfalls aber nicht in Somatopleura und Splanchnopleura geschieden. Extraregionale Urgeschlechtszellen sind in diesem Stadium so gut wie nicht vorhanden. Aber der Habitus aller anderen Zellen — und das ist wichtig — ist dem der Urgeschlechtszellen allmählich immer ähnlicher geworden, so besonders derjenige der Zellen des Ektoderms, der Chorda dorsalis (Fig. 9), des Entoderms, der Wolffschen Gänge und der Seitenplatten. Auch liegen überall in den Gewebelücken, besonders aber zwischen Somit, Aorta, Darm und Wolffschen Gängen, also an den Stellen, wo die Genitalanlage zu suchen ist, mesenchymatische Zellen, Blutgefässzellen und Blutkörperchen, die nur durch lange Übung von Urgeschlechtszellen zu unterscheiden sind.

Stadium C: 10 Tage p. c.

Im nächstfolgenden jüngeren Stadium (Fig. 10 und 11) kann man noch von einer ganzen Zahl von Zellen mit Bestimmtheit aussagen, dass sie Urgeschlechtszellen sind, und kann danach auch die Lage der Genitalregion noch bestimmen, daneben werden sich aber immer Zellen und zwar recht zahlreiche finden, von denen man trotz aller Übung und eingehendster Prüfung nicht sagen könnte, wohin sie gehören und welchen Organanlagen sie zuzurechnen sind. Der Embryo hat, je jüngere Stadien wir wählen, desto weniger und grössere Zellen, so dass also die Grösse als Unterscheidungsmerkmal zwischen Urgeschlechts- und Somazellen wegfällt, ausserdem sind in den jüngeren Stadien die Vorratsstoffe in Gestalt von Dotterplättchen auf alle Zellen verteilt; es fällt also auch dieses Unterscheidungsmerkmal weg. Endlich nähert sich die Mehrzahl der ruhenden Kerne in ihrer Färbbarkeit der der Kerne der Urgeschlechtszellen. Ausserdem aber — und das ist ein zweiter sehr wichtiger Punkt — scheinen die Urgeschlechtszellen selber ihren Charakter zu ändern, vor allem treten die eigenartigen lappigen Formen der Kerne und die Nucleolen noch nicht auf. Jedenfalls können diese letzteren Formen auf noch früheren Stadien in keiner Weise unterschieden und nachgewiesen werden. Während vorher trotz der zunehmenden Ähnlichkeit mit somatischen Zellen doch immer noch gewisse morphologische Merkmale,

feine Färbenüancen eine Unterscheidung wenigstens an einigen Zellen möglich machten, hört dieser Unterschied ganz plötzlich völlig auf. Es ist also klar, dass alle Angaben, die in noch jüngeren Stadien sagen, die und die Zellen sind die Urgeschlechtszellen, nicht allzuviel Objektivität beanspruchen können, denn alles deutet darauf hin, dass hier tatsächlich eine Entstehung von Urgeschlechtszellen, d. h. eine Umwandlung anderer Zellen in solche vom Aussehen der Urgeschlechtszellen vor sich geht. Es kann sich demnach meines Erachtens bei einer weiteren Rückverfolgung nur darum handeln, festzustellen, woher der gesamte mesodermale Zellkomplex, der durch den unteren Rand des Somits, den Wolffschen Gang, die Seitenplatte und das Entoderm eingeschlossen ist, stammt, dem, wie wir gesehen haben, die Urgeschlechtszellen entstammen, und zwar in dem Sinne entstammen, dass sie sich aus seinen Zellen differenzieren.

Stadium B: 7—8 Tage p. c.

Betrachten wir zu diesem Zwecke ein 2—3 Tage jüngeres Tier. Querschnitte durch die ersten drei Somitenpaare zeigen die Entstehung der Vornierenkanälchen (Fig. 12). Die übrigen zeigen etwa folgende Gliederung des Mesoderms. Dorsal sind die Somite getroffen, deutlich geschieden in Myotom und Sklerotom, während das Nephrotom nur an einigen Stellen gut zu unterscheiden ist. Darunter folgt, der äusseren Körperwand zugekehrt, der Wolffsche Gang, ohne Lumen, in seinem vorderen Verlauf frei (Fig. 13), im hinteren Ende verwachsen mit der Seitenplatte; ferner, dem Darm zugewandt, in gleicher Höhe mit dem Wolffschen Gang, der eben angedeutete Zellkomplex, in seinem vorderen Verlauf deutlich getrennt vom Wolffschen Gange, im hinteren Ende etwas tiefer liegend als der Wolffsche Gang und eng mit ihm verbunden. Er bildet mit der Anlage der Wolffschen Gänge — denn man kann nur erst von einer Anlage sprechen, da der Mangel eines Lumens ein Funktionieren ausschliesst — im hinteren Ende eine einheitliche Anlage, den Mesodermhals oder Mesodermstiel, und dieser Mesodermstiel verbindet die Seitenplatte mit dem Somit (Fig. 14). An einigen Stellen der Schnittserie kann man noch mit ziemlicher Sicherheit in dem dem Entoderm zugekehrten Teil des Mesodermstiels den Charakter der Urgeschlechtszellen darin erkennen, so z. B. in Fig. 15,

jedoch kann man von einer messbaren Anlage, die sich unter so und soviel Somiten erstreckt, nicht mehr reden. Die angeführten Bilder weisen auf die Herkunft der Urgeschlechtszellen — unter der oben gemachten Einschränkung! — aus dem Mesodermstiel hin, wie ich mich denn auch hinsichtlich der Entstehung der Wolffschen Gänge der Ansicht anschliesse, dass sie sich in ihrer ganzen Ausdehnung aus dem Mesodermstiel entwickeln. In welcher Weise sich jedoch dieses Entstehen der Urgeschlechtszellen aus dem Mesodermstiel abspielt, entzieht sich vollkommen meiner Beurteilung.

Stadium A: 5—7 Tage p. c.

In noch jüngeren Stadien zeigt sich, dass tatsächlich auch die vordersten auf die Vornierenanlage folgenden Somite die gleiche Entwicklungshöhe haben wie im vorbeschriebenen die letzten. Es finden sich diese Bilder in den jüngsten Stadien, die ich für die Untersuchung in Betracht ziehen zu müssen glaubte, bei etwa 5—7 tägigen (p. c.) Embryonen mit 9—11 Somitenpaaren. Weiter abwärts in der Entwicklung zeigt sich das Mesoderm im Querschnitt nicht mehr differenziert, bis auch die Gliederung in Somite im Längsschnitt verschwindet, das Medullarrohr sich öffnet, und wir die genügend beschriebenen drei einfache Blätter aufweisenden Embryonen vor uns haben (Eyclesheymer [1895]). Die Zellen sind in diesem Stadium morphologisch gleichwertig.

Kapitel II.

Ehe ich nun alle bisher beschriebenen Befunde zusammenfasse und ausdeute, um einen Überblick über den mutmasslichen Gang der Entwicklung für die Urgeschlechtszellen von ihrem frühesten erkennbaren Auftreten bis hinauf zum Ausgangsstadium der Untersuchung zu geben, muss ich noch einen wichtigen Punkt erledigen, das ist die Frage: Welche Bedeutung haben die den Urgeschlechtszellen ähnlichen Zellen?

Es fanden sich, wie wir sahen, in allen Stadien — in den jüngeren mehr, in den älteren weniger — Zellen, die in ihren morphologischen Merkmalen (Kernstruktur, Kernform, Plasmaeinschlüsse, Zellform und -grösse) ähnliches Verhalten wie die Urgeschlechtszellen zeigten (z. B. Fig. 4 und 5, Ext. U. G. Z.; Fig. 9, Chordazellen). Schon der Umstand, dass diese Zellen in älteren Stadien in geringerer Zahl vorhanden sind als in jüngeren (in den

jüngsten können sie nicht unterschieden werden), dass sie andererseits in allen Geweben auftreten, weist darauf hin, dass dieser morphologische Typus nicht der Ausdruck für ein einem bestimmten Gewebe eigentümliches funktionelles Verhalten ist. Wir haben uns vielmehr vorzustellen, dass es sich hier entweder um aufgespartes, einstweilen inaktives Zellenmaterial handelt, das den embryonalen Typus noch bewahrt hat, oder um Zellen, deren Tätigkeit allen Geweben in gleicher Weise — bis zu einem gewissen Zeitpunkt wenigstens — nötig ist. Dieses allen Geweben Gemeinsame ist das Bedürfnis nach einer Versorgung mit Nahrungsmaterial zu der Zeit, wo eine aktive Ernährung des Tieres noch nicht möglich ist. Die Zellen würden dann vielleicht dazu dienen, Dottermaterial für die sich teilenden und damit Energie verbrauchenden benachbarten Gewebezellen zu liefern. Ich meine nicht, dass sie Dotter produzieren oder aktiv anhäufen — wennschon das letztere nicht unmöglich wäre —, sondern dass es Zellen sind, die sich selber nicht teilen [1]) und infolgedessen das Dottermaterial entbehren können [2]) und es an andere Zellen, wenn diese ihren eigenen Dottervorrat erschöpft haben, abgeben. Das Verschwinden der stark dotterhaltigen Zellen fällt, was diese Auffassung glaube ich stützt, etwa mit dem Ausschlüpfen der Larve zusammen, also der Zeit, wo die Larve anfängt zu fressen.

Besonders charakteristisch und von den umgebenden Zellen scharf abgesetzt sind diese embryonalen Zellen im Ektoderm, während sie im Entoderm, besonders aber im Mesoderm, weniger von den umgebenden unterschieden sind. Das mag damit zusammenhängen, dass der Entwicklung nach das Ektoderm das älteste, das Mesoderm das jüngste Gewebe ist. Im ältesten, wo die übrigen Zellen schon viele Teilungen durchgemacht haben und schon ziemlich weit differenziert sind, fallen daher diese Zellen am meisten in die Augen, während sie in dem jungen mesodermalen Gewebe sich von den noch wenig differenzierten umgebenden nicht so scharf unterscheiden.

Schöne typische Belege für embryonale Ektodermzellen finden sich namentlich in der Umgebung der Hautsinnesorgane. Sie sind, wie Querschnitte zeigen, grösser als die benach-

[1]) Ich habe jedenfalls nie Mitosen darin beobachtet.

[2]) Dass sie selbst nicht assimilieren, darauf scheint mir die Chromatinarmut hinzudeuten.

barten Ektodermzellen, von Dotterplättchen, gelegentlich auch von Pigment, erfüllt. Der Kern, bald blass, bald etwas dunkler gefärbt, blasig aufgetrieben, enthält ein oder mehrere Nucleolen. Durch ihre ausserordentliche Grösse veranlassen diese Zellen, dass das dünne mehr oder minder deutlich zweischichtige Ektoderm an dieser Stelle, wo es meist einschichtig ist, aufschwillt. Und gerade aus solchen Bildern habe ich geschlossen, dass die stark dotterhaltigen Zellen des Ektoderms irgendwelche ernährungsphysiologische Funktion haben, da sie mit zunehmendem Alter in der Umgebung der Hautsinnesorgane, wo sie oft ringförmige Wülste bilden (Fig. 16 und 17), verschwinden, d. h. nach Abgabe des Dottermaterials die Charaktere der übrigen Ektodermzellen annehmen.

Von diesen embryonalen Ektodermzellen unterscheidet sich eine zweite Form stark dotterhaltiger Zellen des Ektoderms durch grösseren Pigmentreichtum. Ihr Habitus ist sonst dem der eben beschriebenen ähnlich, nur zeichnen sie sich durch ihren stärkeren Pigmentgehalt aus, so dass sie an Pigmentzellen, die ihre Pseudopodien eingezogen hätten, erinnern (Fig. 18). Am meisten tritt diese Ähnlichkeit an lebenden Tieren zutage, wenn man etwa ein Stück des Schwanzes oder Flossensaumes durch das Mikroskop betrachtet, da dann neben den pigmentierten Ektodermzellen zum Vergleich echte Pigmentzellen erscheinen.

In Übereinstimmung mit den neueren Untersuchungen von Meirowsky, Winkler, Loeb etc. neige ich nun der Ansicht zu, dass das Epidermispigment in der Epidermis selbst entsteht — im Gegensatz zu der älteren Auffassung, nach der es aus dem Corium einwandert —, und dass diese „pigmentierten Ektodermzellen“ dabei eine Rolle spielen, vielleicht in der Weise, dass sie sich in die Pigmentzellen der Epidermis umwandeln. Zurzeit habe ich allerdings keinen zahlenmässigen Zusammenhang zwischen dem Verschwinden der pigmentierten Ektodermzellen und dem Auftreten der Epidermispigmentzellen feststellen können. Ich habe zwar Zählungen (auf einem eng umschriebenen Bezirk von der Grösse des mikroskopischen Gesichtsfeldes — am günstigsten war der untere Flossensaum dicht hinter der Cloake —) bei zahlreichen Embryonen und Larven angestellt. Es ergab sich aber, dass die Zahl der pigmentierten Ektodermzellen und die der Epidermispigmentzellen, wie auch ihre Summe, bei gleichaltrigen Tieren an den gleichen Stellen ausserordentlich verschieden ist.

Als einziges sicheres Ergebnis steht fest, dass die pigmentierten Ektodermzellen in den jüngsten Stadien, wo ja in fast allen Zellen körniges Pigment vorhanden ist, fehlen, dass sie dann in mittleren Stadien sehr zahlreich auftreten, um allmählich immer mehr abzunehmen und bald nach dem Verlassen der Eihülle zu verschwinden, und dass ungefähr zu gleicher Zeit, wo die Zahl der pigmentierten Ektodermzellen abnimmt, die ersten Epidermispigmentzellen auftreten. Interessant schien mir an diesen Zellen, dass die Pigmentkörnchen, wie Fig. 18 zeigt, immer um einen oder mehrere helle Höfe im Zellplasma gelagert sind und wie von diesen sezerniert erscheinen. Näher auf diese Fragen einzugehen, überhaupt diese Zellen in ihren möglichen Beziehungen zu den späteren echten Pigmentzellen weiter zu untersuchen, habe ich in Rücksicht auf das eigentliche Thema unterlassen. Jedenfalls gilt für diese Zellen, die einfach stark dotterhaltigen erstbeschriebenen und die pigmenthaltigen zuletztbeschriebenen, meines Erachtens, dass ein wirklicher genetischer Zusammenhang zwischen ihnen und den Urgeschlechtszellen nicht besteht, weder derart, dass die Zellen sich auf sehr frühen Stadien von den Urgeschlechtszellen abgezweigt hätten und degenerierte Urgeschlechtszellen wären noch umgekehrt, dass sie von den beobachteten Stellen auswandern und zu Urgeschlechtszellen werden. Hiergegen spricht vielmehr die ganze Entstehungsweise der Urgeschlechtszellen und die Tatsache, dass die Urgeschlechtszellen keinesfalls in dem Maße an Zahl ab- oder zunehmen, wie die Zahl der Ektodermzellen sich vermehrt oder verringert.

Kapitel III.

Versuchen wir nun, uns ein Bild von der Entwicklung der Geschlechtsanlage als Ganzes zu machen.

In den jüngsten Stadien liegt zwischen Ektoderm und Entoderm eingeschoben, mit dem Entoderm durch den ventralen Mesoblast verbunden und aus ihm vermehrt, das Mesoderm. Bei etwa 4–5tägigen Embryonen beginnt sich das Mesoderm in seinen dorsalen Teilen durch Furchen quer zur Längsachse in Somite zu gliedern, und zwar schreitet diese Gliederung von vorn nach hinten. Bei diesem Aufspalten des dorsolateralen Mesoderms streckt sich der Embryo. Seine Rückenlinie war etwa um ein Drittel oder die Hälfte kürzer als die Bauchlinie und dadurch

erschien er etwa bohnen- oder halbmondförmig. Unter dem Einfluss dieser Streckung nimmt er mehr und mehr Spindelform an. Diese Streckung des Embryos halte ich für einen Vorgang, der für das Verständnis gewisser Erscheinungen in der Genitalanlage von Bedeutung ist. Betrachten wir also das Verhalten der unter den entstehenden Urwirbeln gelegenen Mesodermteile während der Streckung. In den vorderen drei Somitenpaaren, den Bildnern der Vorniere, bleiben Somit, Mesodermstiel und Seitenplatte im Zusammenhang. In den nächstfolgenden bis zur Einstülpung des Proktodeums, also etwa bis zum 18. Somitenpaar — die Lage der Cloake variiert zwischen dem 17. und höchstens 20. Somitenpaar — trennt sich das Somit vom Mesodermstiel ab. Der Mesodermstiel selbst teilt sich etwa vom 5.—6. Somit bis einige Somite vor der Cloake durch eine vertikale Spalte in zwei Anlagen (Fig. 13, 15). Die ektodermwärts gelegene ist die Anlage des Wolffschen Ganges. Und zwar scheint bei dieser Abtrennung eine Art Drehbewegung vor sich zu gehen, welche durch die ungleichen Widerstände auf der lateralen und medialen Seite und die vielleicht dadurch zum Teil bedingte Richtung der Zellteilungen hervorgerufen wird (Textfig. 1). Der übrigbleibende Teil des Mesodermstieles, also der dem Entoderm zugekehrte, biegt symmetrisch zur Anlage des Wolffschen Ganges nach der anderen Seite um und löst sich ebenso wie die Anlage des Wolffschen Ganges von der Seitenplatte los, jedoch später als dieser. Diesem Teile des Mesodermstieles gehören die ersten beobachteten Urgeschlechtszellen an (Fig. 15. Vgl. Kapitel I, Stadium B, C). Einige seiner Zellen „werden" zu Urgeschlechtszellen, indem sie sich aus Zellen mit durchaus indifferenten, embryonalen Charakteren zu Zellen mit ganz bestimmt

Fig. 1.

determinierten Qualitäten differenzieren, die in ihrer eigenartigen Morphologie zum Ausdruck kommen. Es ist das „Gonotom".

Die eben geschilderten Vorgänge kommen auf manchen Querschnittbildern fast schematisch genau zum Ausdruck. Es zerfällt das Mesoderm in drei Teile, die durch zwei horizontale Ebenen voneinander getrennt sind; der mittelste der drei, der Mesodermstiel, ist durch eine zu den beiden vorigen verticale Ebene wieder in zwei gleiche Teile geteilt. Diese Bilder finden sich jedoch nur unmittelbar unter den Urwirbeln, von den auf die Vornierenanlage folgenden Somitenpaaren an bis kurz vor der Einmündung der Wolffschen Gänge in die Cloakenanlage. Ventral von Somitlücken ist der Mesodermstiel dagegen in zwei sehr ungleiche Teile geteilt, und zwar ist das Gonotom kleiner. Das Gonotom zeigt also schon auf diesem Stadium nahezu regelmässige metamere An- und Abschwellungen. In den ersten auf die Vornierenanlage folgenden Somitenpaaren tritt das Gonotom nicht regelmässig auf, in den letzten drei vor der Cloake scheint es stets zu fehlen.

Im nächstfolgenden Stadium, einem 7tägigen (p. c.) Embryo des Laichs vom 8. August 1910, der etwa einem 8—10tägigen Tier der zugrunde gelegten Serie entspricht, haben wir dagegen eine messbare Genitalanlage. Sie besteht, wenn auch nicht näher einzuordnende Zellen in ihr auftreten, der Hauptsache nach aus typischen Urgeschlechtszellen. Diese Anlage reicht vom 8.—15. Somitenpaar und ist rein metamer angeordnet. Unter jeder Somitlücke liegt ein Einschnitt — dem 12. und 14. Somitenpaar fehlen in unserem Falle die Urgeschlechtszellen (siehe Schematafel: 7 Tage). Ähnliche Anordnung findet sich etwa bis zum 8., 9. und 10. Tage nach der Eiablage, und es mag der geschilderte Befund als Schema für die erste messbare Genitalanlage dienen. Die jüngste nachweisbare Genitalanlage ist fast stets rein metamer, paarig und symmetrisch.

Wie haben wir uns nun deren Entstehung aus dem Gonotom zu denken? Dass sich aus dem an einzelnen Stellen eingeschnürten Gonotom eine segmentierte Leiste bildet, ist ohne weiteres nach den vorigen Betrachtungen über die Mechanik der Streckung des Embryos verständlich. Wir brauchen nur anzunehmen, dass die Querspaltung des Mesoderms in Somite bis in das Gonotom hereinreicht. Den Wolffschen Gang braucht diese Segmentierung

nicht zu berühren. Er löst sich von der Seitenplatte und dem Gonotom los und bleibt nur in den vorderen Somiten (Vornierenanlage) mit dem gesamten Mesoderm, ähnlich in den letzten Somiten mit der Seitenplatte verbunden. Hier tritt dann auch eine Art Segmentierung auf, insofern er mir leise An- und Abschwellungen zu zeigen scheint (siehe auch den ausserordentlich grossen Querschnitt des Wolffschen Ganges in Fig. 19); doch mag das in manchen Fällen eine sekundäre Erscheinung, vielleicht auch durch das Fixieren entstanden sein.

Wie werden jedoch aus Gonotomzellen Urgeschlechtszellen? Ich habe zunächst versucht, einen zahlenmässigen Zusammenhang zu finden. Jedoch ist die Zählung der Kerne, weil sie bald gebogen, bald viellappig sind, schwer und gibt, da man sich nicht überall darüber klar wird, ob es sich um Kernstücke oder ganze Kerne handelt, nur unzuverlässige Zahlen. Zudem sind auch hier schon die Anlagen ausserordentlichen individuellen Schwankungen unterworfen, sowohl hinsichtlich der Länge und Dicke, als auch hinsichtlich der Zahl ihrer Kerne. Ich habe deshalb, wie schon in Kapitel I angezeigt, nicht feststellen können, in welcher Weise die Urgeschlechtszellen mit ihrem eigentümlichen charakteristischen Habitus aus den ihnen unähnlichen Zellen des Gonotoms abzuleiten sind. Grösseren Pigmentreichtum und Pigmentanhäufungen in der Plasmahaut einiger Gonotomzellen habe ich in den Zwischenstadien beobachtet. Ob aber Gonotomzellen durch fortgesetzte Teilung zu Urgeschlechtszellen werden — was an sich bei der Grösse und dem Dotterreichtum der Urgeschlechtszellen recht unwahrscheinlich ist —, oder ob Gonotomzellen sonst in irgend einer anderen Weise sich zu Urgeschlechtszellen umbilden, etwa durch Kernkopulation, wie es von einigen Autoren für die sekundären Urgeschlechtszellen angegeben wird, habe ich in keiner Weise aufklären können. Mitosen sind im Gonotom, wenn auch nicht zahlreich, so doch stets vorhanden; ich kann aber nicht behaupten, dass sich die Teilprodukte oder die Kernteilungsfiguren von dem Typus der umgebenden Zellen unterschieden hätten. Bilder, die sich als Kernkopulation hätten deuten lassen, habe ich nie beobachtet. Trotzdem sich aber die Art und Weise, wie die Urgeschlechtszellen aus Gonotomzellen entstehen, unserer Beobachtung entzieht, muss dennoch das Gonotom, und nur es allein, als die Stelle gelten, an der sich Urgeschlechtszellen bilden

oder in der sie schon enthalten sind, einfach deshalb, weil es schlechterdings nicht verschwinden und an seiner Stelle die Urgeschlechtsanlage da sein kann. Es müssen vielmehr unbedingt die Zellen des Gonotoms oder wenigstens einige seiner Zellen mit Urgeschlechtsmutterzellen (Haecker [1911]) identisch sein. Ich meine deshalb, diesen Teil des Mesodermstiels zu Recht als „Gonotom" bezeichnet zu haben.

Nachdem die erste messbare Anlage sich gebildet hat, gehen innerhalb der Anlage keine wesentlichen Veränderungen mehr vor. Urgeschlechtszellen in Teilung habe ich selbst bis in die ältesten Stadien nie beobachtet.[1]) trotz mannigfacher Versuche, durch Halten in fliessendem Wasser, in geheizten und durchlüfteten Aquarien, durch reichliche Nahrungszufuhr[2]) Zellteilung in stärkerem Maße hervorzurufen, und obgleich Tiere, die in Abständen von wenigen Stunden, auch während der Nacht konserviert, waren, zur Untersuchung herangezogen wurden. Scheint so die Genitalanlage in ihren Elementen sich nicht zu ändern, so macht sie doch — passiv — Wandlungen in ihrer äusseren Form- und Lagebeziehung durch. Darüber belehren uns ausser den in Kapitel I angeführten Figuren die Bilder der Schematafel und die Rekonstruktionsbilder.

Zunächst schiebt sich von dem breiten oberen Ende der Seitenplatte ein schmales Band, im Querschnitt eine Spitze, unter den Urgeschlechtszellen hervor und in den Raum zwischen ihnen und dem Entoderm hinein. Gleichzeitig streckt sich die ganze Seitenplatte und mit ihr die Urgeschlechtszellen und der Wolffsche Gang, die, nahe aneinander geschmiegt und stellenweise wieder scheinbar miteinander verwachsen, auf der Seitenplatte ruhen, in die Höhe und biegt nach innen um, sodass das gesamte terminale Ende mit Wolffschem Gang und Urgeschlechtszellen aus der Lage seitlich vom Darm mehr über diesen zu liegen kommt. Der Abstand zwischen Ektoderm und Entoderm vergrössert sich nämlich in dem Maße, wie das Entoderm sein Dottermaterial abgibt, sich differenziert und in die Länge streckt. Dadurch mag dann der Druck der Entodermmasse auf das Meso-

[1]) Hierzu sei jedoch bemerkt, dass Herr Professor Haecker bei einer zwei Monate alten Larve Urgeschlechtszellen in Teilung beobachtet hat.

[2]) In Gestalt von zerriebener Leber, was die Gesamtentwicklung sehr günstig beeinflusst und zahlreiche Mitosen somatischer Zellen zwei bis drei Tage nach der Verabreichung hervorruft.

derm geringer werden und die Seitenplatte, die durch zahlreiche rasch aufeinanderfolgende Zellteilungen, besonders im ventralen Mesoblast weiter an Volumen zunimmt, sich gerade in der beschriebenen Weise entwickeln. Diese Wachstumsrichtung behalten die beiden Seitenplatten solange bei, bis sie sich — das Entoderm hat inzwischen ein Lumen ausgebildet und ist im Querschnitt allmählich noch kleiner geworden — über dem Darm immer mehr einander nähern und schliesslich berühren. An dieser Bewegung nimmt die Genitalanlage und der Wolffsche Gang teil, sodass sie beide, nun etwas auseinandergerückt, schliesslich dorsal vom Darm auf der Seitenplatte liegen. Eine Annäherung der beiden Genitalanlagen über dem Darm und der Seitenplatte bis zur Berührung oder Verwachsung, wie sie Dustin (1908) für Triton beschreibt, die dann eine einzige unpaare Anlage vortäuscht, und die bei den Anuren immer wieder als unpaare erste Genitalanlage beschrieben wird (Kuschakewitsch, Allen [1907]), habe ich nicht beobachtet. Vielmehr bleibt die Anlage von Anfang bis zu Ende paarig. Berücksichtigen wir nun, dass die die Anlage umgebenden Gewebe sich in gleichem Schritt weiter entwickelt haben, so sind wir mit der geschilderten Lage beim Ausgangsstadium, der frischgeschlüpften Larve (Stadium J), angelangt.

Wir müssen jedoch noch die Veränderungen der Genitalanlage in ihrer äusseren Form während der geschilderten Lageverschiebung betrachten. Diese Formveränderung besteht einerseits in einer Ausgleichung der An- und Abschwellungen innerhalb der einzelnen kleinen Anlagen derart, dass wir schliesslich einzelne kurze Genitalzüge von annähernd gleichem Querschnitt vor uns haben, andererseits in einer Streckung der einzelnen kleinen Anlagen bis zur Berührung miteinander, so dass am Ende der Embryonalentwicklung zwei kontinuierliche Stränge von annähernd gleicher Länge und in ihren einzelnen Teilen von gleichem Querschnitt vorhanden sind. So einfach an sich der Weg vorgestellt werden muss, auf dem sich aus einer segmentierten relativ dicken Anlage eine unsegmentierte dünne entwickelt, so zeigen doch die Befunde an Zwischenstadien recht erhebliche Unterschiede voneinander, und zwar erstrecken sich diese Unterschiede sowohl auf die Änderung der Länge als die der Dicke. Ein Blick auf die Schematafel belehrt uns über die ausserordentliche Verschieden-

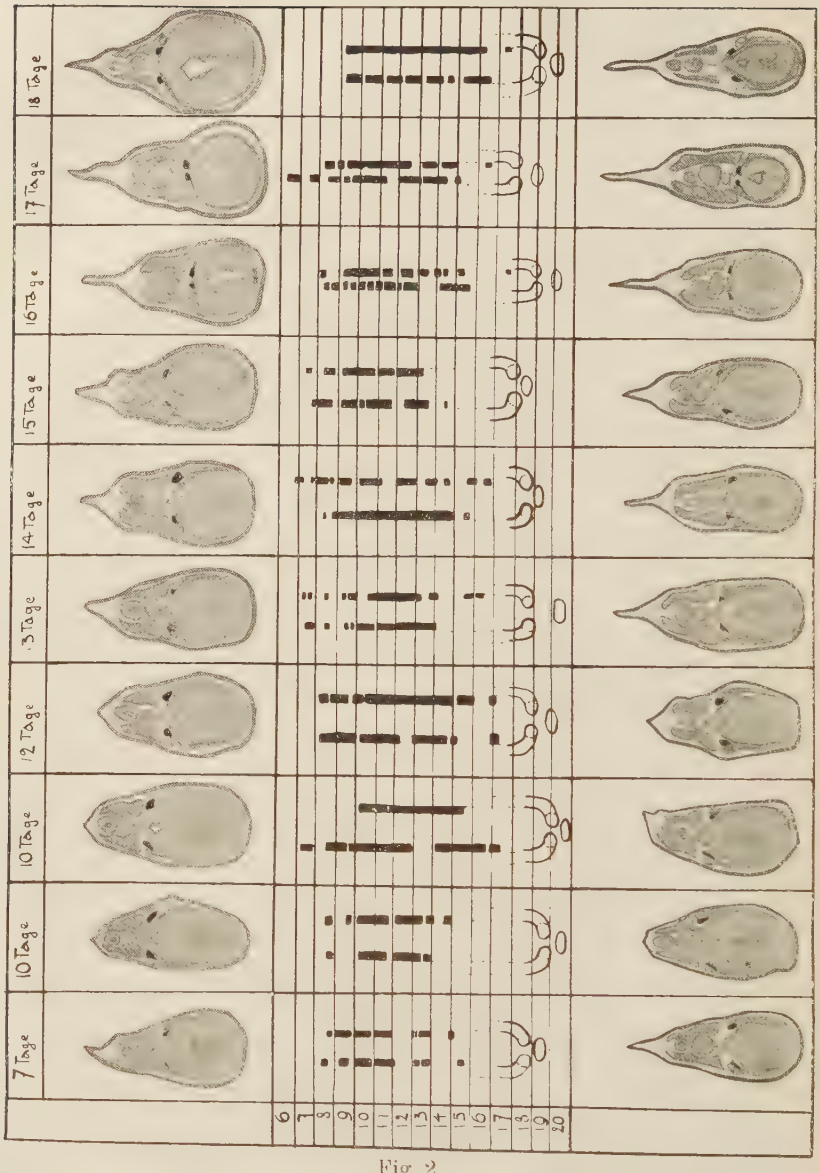


Fig. 2.

Schematische Darstellung der Längsausdehnung der Genital-Anlagen verschiedener Altersstufen.

Die Schemataf el zeigt in der mittleren Tabelle, ohne Rücksicht auf die Dicke der Genitalanlage zu nehmen, ihre Ausdehnung in der Längsrichtung, bezogen auf Somite (dargestellt in Parallelprojektion auf die Horizontalebene). Die am Kopf und Fuss jedes einzelnen Stadiums angebrachten schematischen Querschnitte sollen die Lage der Keimleiste in ihrem vordersten und hintersten Auftreten im Embryo veranschaulichen. In der mittleren Tabelle ist ausserdem die Lage der Cloake und der Einmündung der Wolffschen Gänge in sie dargestellt. Alter und Somitzahl ist aus den betreffenden Rubriken zu ersehen.

heit der Längenveränderung; das Gleiche zeigt die Tabelle Halls (1904) für noch ältere Stadien.

Die Genitalanlagen der einzelnen abgebildeten Stadien (siehe Erklärung) unterscheiden sich in drei Punkten voneinander. Erstens weichen Länge, Lagerung und Anordnung der benachbarten Stadien voneinander ab. Zweitens ist die Zahl, Lage und Grösse der Unterbrechungen verschieden. Drittens sind die beiden Genitalanlagen derselben Tiere in ihrer Länge und Anordnung untereinander verschieden.

Die ausserordentlichen Längenunterschiede der Genitalanlage bei Tieren von geringem Altersunterschied dürfen meiner Ansicht nach nicht mit Entwicklung der einen aus der anderen begründet werden. Eine derartige Streckung und wieder folgende Verkürzung, wie man sie danach annehmen müsste, wäre wohl in Abständen von 24 Stunden kaum möglich, zudem wäre der Zweck einer solchen rhythmischen Veränderung nicht einzusehen. Schliesslich spricht gegen eine solche Auffassung auch die wechselnde Lage der Cloake und der Einmündung der Wolffschen Gänge in sie, denn eine wirkliche von Tag zu Tag sich ändernde Lage dieser Öffnungen wird in Wahrheit niemand annehmen wollen. Ich glaube vielmehr, Längenunterschiede der Genitalanlage in diesen Stadien auf die gleichen Unterschiede der frühesten Anlagen, vielleicht schon des Gonotoms zurückführen zu müssen. Es herrscht schon da, wie überhaupt in der ganzen weiteren Entwicklung, ausserordentliche individuelle Verschiedenheit. Wir könnten dann von zwei Extremen ausgehen, und es handelte sich dann in der Entwicklung in dem einen Fall um eine Streckung, im anderen Fall um eine Verkürzung der Anlagen auf das Maß der bei frischgeschlüpften Larven festgestellten Anlage, oder — denn nach Halls Angaben scheint die Länge auch hier noch Schwankungen unterworfen zu sein — auf das Maß noch älterer Stadien. Unter dieser Voraussetzung ist auch das Schwanken der Anlagelücken nach Grösse, Zahl und Lage zu verstehen.

Die bei den meisten Embryonen, besonders kurz vor dem Ausschlüpfen, auftretende Asymmetrie der beiden Anlagen bezüglich ihrer Länge wird vielleicht erklärt durch die Lagerung des Embryos im Ei. Nachdem sich der Embryo nämlich gestreckt hat (siehe Kapitel III oben), wird er allmählich, besonders durch die Aus-

bildung des langen Ruderschwanzes, zu lang für die Dimensionen der innersten Eihülle. Er krümmt sich bei zunehmendem Längenwachstum in der Frontalebene halbkreisförmig bis hufeisenförmig ein. Dadurch wird die eine Seite des Embryos, die innere, konkave des Halbkreises verkürzt, während die andere sich streckt. Diese jederseits verschiedene Zug- und Druckbeanspruchung mag nun auch die Gestaltung der Genitalanlage beeinflussen, derart, dass die Anlage der einen Seite verkürzt, die der anderen verlängert wird. Ebenso wie ich Beispiele habe, dass unter der Wirkung der Lagerung im Ei die eine Seite des Embryos ein Somit mehr ausbildet als die andere. So könnte man jedenfalls verstehen, wie eine an sich rein symmetrische Anlage anscheinend asymmetrisch wird. Zudem wäre damit der Umstand zu vereinigen, dass die Genitalleisten der geschlüpften Larven wieder gleich lang sind, denn zu der Zeit ist die Beanspruchung auf beiden Seiten gleichsinnig.

Hand in Hand mit der Veränderung der Länge geht auch die Veränderung und Ausgleichung der Dicke. Diese geschieht jedenfalls durch Auswandern von Zellen aus Anschwellungen der Anlage und ihr Einwandern in Abschwellungen, also durch aktive oder passive Zellbewegungen.

Bei diesem gegenseitigen Verschieben der Zellen kommen nun, so stelle ich mir vor, Unregelmässigkeiten vor, derart, dass Zellen aus dem Zellverbande herausgedrückt werden und sich schliesslich vollkommen abtrennen. Dieses Austreten aus der Genitalleiste kann damit in Zusammenhang gebracht werden, dass senkrecht in die Aorta einmündende, an der Darmperipherie verlaufende, intersegmental angeordnete Blutgefässe die Seitenplatte und damit die auf ihr ruhende Genitalanlage nach oben vorwölben. Dadurch würden Urgeschlechtszellen in Somitlücken emporgedrückt und wie man vielleicht annehmen darf, so fest an die Somitwände gepresst, dass sie mit ihnen verwachsen (Fig. 5) und auch, wenn die Anlage sich allmählich streckt, dünner wird und von den Somiten zurückweicht, verwachsen bleiben, sodass sie von der Anlage abreissen. In ähnlicher Weise scheinen auch andere Gewebslücken, z. B. die zwischen horizontal über den Urgeschlechtszellen verlaufenden kleinen Blutgefässe, gelegentlich in sie hineingepresste Urgeschlechtszellen festzuhalten. Das Endresultat wäre in beiden Fällen, wenn die

Urgeschlechtszellen sich völlig von der Anlage lösen, wahrscheinlich eine Umwandlung der Urgeschlechtszellen, durch die sie den Charakter der umgebenden Zellen annehmen. In dieser Weise möchte ich mir jedenfalls die in Kapitel I geschilderten Befunde erklären. Ich befinde mich damit, glaube ich, in Übereinstimmung mit Dustin, wenn man nach seiner schematischen Figur schliessen darf (vgl. übrigens die Angaben in Kapitel IV).

Kapitel IV.

Die nächste Aufgabe wäre nun, die weitere Entwicklung der Genitalleiste und das Schicksal der Urgeschlechtszellen, sonderlich ihren genetischen Zusammenhang mit den Oogonien und Spermatogonien, zu untersuchen. Dieser Aufgabe, so wichtig sie für die Bewertung der vorstehenden Ausführungen ist, habe ich jedoch nur zu einem Teil gerecht werden können. Einmal lag der Grund darin, dass die Entwicklung bis zur Geschlechtsreife rund 2 Jahre in Anspruch nimmt, die Untersuchungen sich aber nur über 17 Monate erstreckten. Auf der anderen Seite wurde der Laich durch das fortgesetzte Konservieren jüngster Stadien stark dezimiert, und da nur kräftige, lebensfähige Embryonen benutzt wurden, so blieb nur ein Rest von schwachen Tieren übrig, die sich sehr langsam und unregelmässig entwickelten oder starben, so dass meine Serien nur Tiere bis zum Alter von 50 bis 60 Tagen enthalten. Wenn ich diese fragmentarischen Untersuchungen dennoch mitteile, so geschieht das, weil sie immerhin einige Ergebnisse enthalten, die zu weiteren Untersuchungen, besonders über das Wesen der Urgeschlechtszellen und ihr Verhältnis zu den Somazellen, Material liefern können.

Betrachten wir zunächst die Weiterentwicklung der Genitalleisten. In den letzten Tagen der Embryonalentwicklung und den ersten Tagen des Larvenlebens bleiben die Verhältnisse so, wie sie im Ausgangsstadium beschrieben sind. Mit ungefähr 30 Tagen (p. c.) beginnt jedoch das Peritoneum sich weiter zu differenzieren. Es legt sich dem Wolffschen Gang und der Genitalleiste dicht an, so dass das Peritoneum in seinem dorsalen Teil jederseits zwei längs verlaufende Rinnen ausbildet, in denen Wolffscher Gang samt Vena renalis und Genitalleiste eingebettet sind. Im Alter von ca. 40 Tagen (p. c.) ist schliesslich die Genitalleiste in ihrer ganzen Peripherie von Peritoneum umwachsen und

hängt nun an einem zweischichtigen aus Peritonealepithel gebildeten Aufhängeband, allseitig vom Peritoneum umhüllt, in die Leibeshöhle hinein. Endlich dringt dies Epithel auch zwischen die einzelnen Genitalzellen — es sind jetzt etwa jederseits 75 locker hintereinander angeordnet deutlich zu unterscheiden — ein und umhüllt je ein bis mehrere mit einer Art Follikel, so dass die Genitalleiste ein etwa perlschnurartiges Aussehen gewinnt. Querschnitte (Fig. 20 und 21) zeigen neben dem Wolffschen Gang ein bis zwei neben- oder übereinander liegende, von einem besonderen Epithel umkleidete Urgeschlechtszellen und darüber die Anlage der Urnierenkanälchen. Man kann schon hier das Eindringen von Peritonealzellen in Zellücken beobachten. Noch weit deutlicher wird das auf Sagittalschnitten wie Textfig. 3 und Fig. 22. Der rechte Wolffsche Gang ist (siehe Textfig. 3) etwas schräg getroffen, über ihm liegen die Anlagen der einzelnen Urnierenkanälchen, in gleicher Höhe mit ihm die Genitalleiste. Während die Leiste auf jüngeren Stadien nur aus Urgeschlechtszellen bestand, enthält sie hier scheinbar noch andere Zellelemente. Jedoch sind alle diese Zellen weiter nichts als zwischen die Urgeschlechtszellen tief eingedrungene Hüllzellen, die durchaus dem Peritonealepithel angehören und mit ihm in Zusammenhang bleiben. Allmählich scheint sich jedoch der Zusammenhang zu lockern, denn später (Fig. 23) liegen die Hülizellen den einzelnen Urgeschlechtszellen eng an und werden bei der weiteren Differenzierung des Hüllepithels mit den Urgeschlechtszellen zusammen in die Tiefe verlagert. Die Genitalleiste zeigt dann auf Querschnitten eine Gliederung in drei Zellgruppen: zunächst Urgeschlechtszellen; diese von ein bis zwei Hüllzellen follikelartig umgeben; endlich ein bis zwei Urgeschlechtszellen mit ihren Hüllzellen wieder in einem Hüllepithel suspendiert.

Die erstgenannten Hüllzellen werden wahrscheinlich Follikelzellen, jedoch fehlt mir dafür das Beweismaterial.

Die weiteren Stadien zeigen noch einige interessante Bilder. Zunächst einmal verdickt sich das die Genitalfalte bildende äussere Hüllepithel. Seine Zellen vermehren sich, vergrössern sich und seine Kerne nehmen eine den Urgeschlechtskernen ähnliche Struktur an. Durch dieses Wachstum des Hüllepithels ändert sich das Bild der Genitalleiste. Wenn sie vorher etwa einem seitlich zusammengedrückten dünnwandigen Hohlzylinder zu

vergleichen war, in dem die Urgeschlechtszellen locker angeordnet und nicht eng mit seiner Wandung vereinigt lagen, so wird jetzt die Wandung des Hohlzylinders dicker und dicker und dringt

Fig. 3.
Sagittalschnitt durch Urnieren- und Urgeschlechtsregion der rechten Seite einer 30—40tägigen Larve.

gegen das Zentrum vor. Hierbei kommt es nun vor, dass Urgeschlechtszellen so zwischen Zellen des Hüllepithels verlagert werden, dass sie, besonders wenn auf dem Querschnitt gerade keine Follikelzelle (siehe oben) auftritt, als zum Hüllepithel gehörig angesehen werden können. Das Hüllepithel ist dann an der Aussenwand der Genitalleiste an einer solchen Stelle überhaupt nicht oder doch nur durch genauestes Vergleichen mit den benachbarten Schnitten nachzuweisen. Diese Bilder haben mich anfänglich veranlasst, zu glauben, dass Urgeschlechtszellen, die in der geschilderten Weise zwischen Hüllepithelzellen gelagert auftreten, zu Urgeschlechtszellen umgewandelte Peritonealzellen, also sekundäre Urgeschlechtszellen im Sinne der früheren Autoren seien. Wenn auch einzelne Fälle immer wieder zu der Annahme drängen, dass es sich hier um die Ausbildung sekundärer Urgeschlechtszellen handelt, so sprechen doch wieder andere Befunde dagegen. So kann man an Urgeschlechtszellen, die Follikelzellen besitzen und ganz zweifellos primäre sind, also der in Kapitel I und III gefundenen Entwicklung angehören, auch das Hüllepithel an der Aussenwand der Genitalleiste nicht nachweisen. Aus diesem Grunde und deswegen, weil mein Material für diese Stadien recht spärlich ist, möchte ich die Bildung sekundärer Urgeschlechtszellen nicht behaupten. Etwas an sich Undenkbares wäre es nicht, dass sich Zellen des Hüllepithels zu Urgeschlechtszellen differenzieren, denn, wie die Entwicklung des Mesoderms zeigt, sind ihre Entstehungsorte (Mesodermstiel und Seitenplatte) nahe benachbart.

Ausserdem möchte ich noch folgendes erwähnen. Es treten in einigen Schnitten über dem Wolffschen Gang, also weit entfernt von den Genitalleisten, typische Urgeschlechtszellen auf, und zwar mit den gleichen Charakteren wie die in der Leiste (Fig. 24). Von da ab, wo zuletzt extraregionale Urgeschlechtszellen beobachtet wurden (Kapitel I, Stadium G), also vom 18. Tage (p. c.) bis zu diesem Stadium, 48 Tage (p. c.), habe ich in Zwischenstadien keine extraregionalen Urgeschlechtszellen gefunden. Nun ist es jedoch merkwürdig, dass in diesem Stadium die extraregionalen Urgeschlechtszellen im Schnitt an der gleichen Stelle oder in der Nähe liegen, wo sie in der Entwicklung zuletzt auftraten. Wenn man in Betracht zieht, dass das Auftreten von extraregionalen Urgeschlechtszellen im ersten Fall eine Anomalie

darstellte, jedenfalls für die Weiterentwicklung der Genitalleiste von keiner Bedeutung war, so muss man mit der Möglichkeit rechnen, dass die Zwischenstadien deswegen keine extraregionalen Urgeschlechtszellen aufwiesen, weil bei den betreffenden Individuen diese Anomalie von Anfang an fehlte; aber man darf mit demselben Recht u. a. auch annehmen, dass man sie deswegen nicht findet, weil sie den Charakter der umgebenden Zellen angenommen haben. In diesem Fall würde man das jetzige Auftreten von typischen Urgeschlechtszellen zwischen Somit und Wolffschem Gang verstehen können. Sie wären dann extraregionale Urgeschlechtszellen, die zu Somazellen vorübergehend umgebildet waren, ihren ehemaligen Charakter aber sekundär wieder angenommen haben. Andererseits muss man jedoch auch die dritte Möglichkeit zugeben, dass es aus somatischen Zellen völlig neu gebildete Urgeschlechtszellen sein können. Ich kann mich jedoch mit dieser Auffassung nicht befreunden, weil das Verschwinden der ersten und das Auftreten der jetzigen extraregionalen Urgeschlechtszellen örtlich fast zusammenfällt.

Dass diese etwa noch in die Genitalanlage gelangen, scheint mir bei der Entfernung und den Hindernissen unwahrscheinlich zu sein. Es werden deswegen diese ausserhalb der eigentlichen Anlage auftretenden Urgeschlechtszellen ebenso wie die in jüngeren Stadien auftretenden extraregionalen Urgeschlechtszellen kein notwendiges Glied in der Entwicklung der Genitalanlage sein. Vielmehr beteiligen sich an der Ausbildung der Oogonien und Spermatogonien wahrscheinlich nur die in der Anlage befindlichen Urgeschlechtszellen, vielleicht unter Hinzutreten von solchen, die sich aus dem Hüllepithel differenzieren. Hier fehlt das Material.

Schluss.

Von Folgerungen für die vergleichende Entwicklungsgeschichte und die phylogenetische Stellung des Objektes abgesehen, möchte ich doch folgendes hervorheben. Die Urgeschlechtszellen von Amblystoma sind nicht Gebilde, denen schon vom sich furchenden Ei her eine besondere Stellung zukommt. Auch die erste Anlage der Urgeschlechtsmutterzellen, das Gonotom, ein bestimmter, vielleicht schon früh gesonderter Teil des Mesoderms, zeigt noch keinerlei Unterschiede gegen die umgebenden Mesodermzellen. Vielmehr differenzieren sie sich erst verhältnismässig spät etwa

beim 7—10 tägigen Embryo mit mehr als 9—11 Somiten in nicht näher festgestellter Weise aus morphologisch und demnach wohl auch physiologisch noch indifferenten Zellen zu Urgeschlechtszellen, denen von da ab ganz bestimmte morphologische und physiologische Charaktere zukommen. Jedoch können sie diese allein dadurch, dass sie sich aus dem Verband lösen, wieder einbüssen und zu somatischen Zellen werden. Andererseits bleibt die Möglichkeit offen, dass solche Zellen ihre Urgeschlechtszellcharaktere sekundär wieder ausbilden.

Nach diesen Befunden bin ich geneigt, die in der Einleitung näher bezeichnete Auffassung der Nussbaum-Balfourschen Schule ganz allgemein abzulehnen und schliesse mich der Meinung von Hoffmann, J. Mac Leod u. a. an.

Wenn sich aber tatsächlich Urgeschlechtszellen aus somatischen Zellen „differenzieren", so fragt es sich sehr, ob man bei Wirbeltieren berechtigt ist, einen prinzipiellen qualitativen Unterschied zwischen generativen und somatischen Zellen zu machen. Tornier (1911) hat gezeigt, dass bestimmte ungünstige äussere Bedingungen imstande sind, die Bildung von Urgeschlechtszellen vollkommen zu verhindern. Andererseits glaubt Levi (1905) konstatieren zu können, dass bei Larven, denen eine Genitalleiste durch operative Eingriffe völlig (?) zerstört wird, die Anlage aus somatischen Zellen regeneriert.[1]). Diese Angaben deuten doch vielmehr darauf hin, dass zwischen generativen und somatischen Zellen nur ein gradueller Unterschied besteht. Dass man — rein theoretisch betrachtet — die Urgeschlechtsmutterzellen auf einige wenige Mesodermzellen und diese dann wiederum auf Furchungszellen zurückführen kann, ist an sich klar. Dass diese aber von Anbeginn ihrer Entwicklung qualitativ von ihren Schwesterzellen verschieden sein sollen, kann ich nach meinen Befunden nicht für wahrscheinlich halten und auch die Angaben in der Literatur enthalten keinerlei Beweise dafür.

Wenn aber Zellen sich zu Urgeschlechtszellen differenzieren, dann ist mit der Rückverfolgung dieser ersten Zellen nichts gewonnen, ehe nicht die Bedingungen, unter denen die Differenzierung zu Urgeschlechtszellen, und ebenso die, unter denen ihre

[1]) Allerdings spricht ihm das nicht gegen die Lehre von der Präformation der Keimzellen, „vielmehr", meint er, „liegt die Vermutung nahe, dass die scheinbar somatischen Elemente der Keimbahn anzureihen sind."

Degeneration zu somatischen Zellen erfolgt, restlos festgestellt sind. Erst wenn das geschehen ist, wird sich zeigen, ob es Wert hat, auch die Herkunft der Urgeschlechtszellbildner zu studieren. Bis dahin sollte aber jede Untersuchung über das „Woher" der Urgeschlechtszellen da Halt machen, wo zum erstenmal somatische und generative Zellen klar und deutlich unterschieden auftreten. Alle darüber hinausgehenden Resultate sind zum guten Teil in die Objekte hineingesehen, zu Liebe einer Auffassung, die gern für Wirbeltiere eine ebenso frühzeitige Sonderung der generativen von den somatischen Zellen annehmen möchte, wie sie für einige Wirbellose erwiesen ist. Bis heute liegt jedoch von keiner Seite irgend ein wirklicher Beweis dafür vor, dass das der Fall ist. Vielmehr deutet alles darauf hin, dass sich die Wirbeltiere hier wesentlich anders verhalten.

Kurze Zusammenfassung.

Die Urgeschlechtszellen von Amblystoma entstehen nach meinen Ergebnissen aus dem entodermwärts gelegenen Teile des Mesodermstiels. Ihr erstes Auftreten ist bei 7—10tägigen Larven mit mehr als 9—11 Somiten zu beobachten, wobei jedoch mannigfache individuelle und durch äussere Einflüsse (Temperatur) hervorgerufene Schwankungen auftreten können. Die erste Anlage ist paarig, symmetrisch und segmental angeordnet (Textfig. 2).

Von da gelangen sie über den Darm, wo sie zur Zeit, wo die Embryonen die Eihüllen verlassen, eine ebenfalls symmetrische, paarige, nicht mehr segmentierte, sondern kontinuierliche Anlage bilden.

Diese Entwicklung während des Embryonallebens geschieht durch Längen- und Dickenänderung der ursprünglichen Anlage, wobei einige Urgeschlechtszellen sich ablösen und degenerieren. Mit diesen stehen dann in den Larven ausserhalb der Anlage auftretende Urgeschlechtszellen vermutlich im Zusammenhang. Ihr weiteres Schicksal ist nicht untersucht. Jedenfalls sind sie für die Entwicklung der Anlage von keiner Bedeutung.

Nach dem Ausschlüpfen der Larve umgeben sich die einzelnen Genitalzellen mit einer Art Follikel aus Peritonealzellen.

das Peritonealepithel umhüllt schliesslich die ganze Anlage. Die Ausbildung sekundärer Urgeschlechtszellen ist nicht erwiesen.

Die während der Embryonalentwicklung in allen Teilen des Embryos auftretenden den Urgeschlechtszellen ähnlichen Zellen stehen in keinerlei genetischem Zusammenhang mit diesen.

Halle a. S., den 6. Juli 1911.

Literaturverzeichnis.

Allen, B. M., 1905: The origin of the sex-cords and rete-cords of chrysemys. Americ. Journ. Anat., Vol. V.

Derselbe, 1906: The origin of the sex-cells of chrysemys. Anat. Anz., Bd. XXXIX.

Derselbe, 1907: An important period in the History of the sex-cells of Rana pipiens. Anat. Anz., Bd. XXXI.

Derselbe, 1907: Statistical study of the sex-cells of chrysemys. Anat. Anz., Bd. XXX.

Derselbe, 1909: The origin of the sex-cells of Amia and Lepidosteus. Anat. Rec. Philadelphia, Vol. III.

Assheton, 1908: The Development of Gymnarchus niloticus. Budg. Mem. Cambridge.

Balfour, 1878: A monography on the development of Elasmobranch Fishes. Bei Macmillan & Co., London.

Beard, 1900: The morphological continuity of the germ cells in Raja Batis. Anat. Anz., Bd. XVIII.

Derselbe, 1902: The germ-cells of Pristiurus. Anat. Anz., Bd. XXI.

Böhi, 1904: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Leibeshöhle und der Genitalanlagen bei den Salmoniden. Morph. Jahrbuch, Bd. XXXII.

Bouin, 1900: Ébauche génitale primordiale chez Rana temporaria. Note prél. Bibl. anat. VIII.

Derselbe, 1900: Histogénèse de la glande femelle chez Rana temporaria. Arch. Biol., T. XVII.

Boveri, 1887: Die Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala. Anat. Anz., Bd. II.

Derselbe, 1892: Über die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern des Amphioxus. Anat. Anz., Bd. VII.

Derselbe, 1892: Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala etc. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys., München, Bd. VIII.

Cunningham, 1887: Reproductive elements in Myxine glutinosa. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. XXVII.

Dustin, 1908: Recherches sur l'origine des Gonocytes chez les Amphibiens. Arch. Biol., T. XXIII.

Ehrmann: Die Entstehung des melanotischen Pigments.

Eycleshеymer, 1895: The early development of Amblystoma punctatum with observation on some other vertebrates. Journ. Morphol., Vol. X.

Eigenmann, 1892: On the precocious segregation of the sex-cells in Micrometrus aggregatus. Journ. Morph., Vol. V.

Felix und Bühler, 1906: Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane. In Hertwigs Handbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. bei Gustav Fischer, Jena. Bd. III, T. I.

Fedorow, 1907: Über Wanderung der Genitalzellen bei Salmo fario. Anat. Anz., Bd. XXXI.

Field, 1891: The development of the pronephros and segmental duct in Amphibia. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., Cambridge, U. S. A., Vol. XXI.

Gasparro, 1908: Osservazioni sull' origine delle cellule sessuali nel Gongylus ocellatus. Mon. Zool. Ital., Annuo XIX.

Goette, 1869: Untersuchungen über die Entwicklung des Bombinator igneus. Arch. mikr. Anat., Bd. V.

Haecker, 1897: Die Keimbahn von Cyclops. Arch. mikr. Anat., Bd. XLIX.

Derselbe, 1902: Über das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernanteile. Jena. Zeitschr. Naturw., Bd. XXXVII.

Derselbe, 1911: Allgemeine Vererbungslehre, bei Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig.

Hall, 1904: The development of the mesonephros and the Müllerian duct in Amphibia. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., Cambridge, U. S. A., Vol. XLV.

Hatscheck, 1884: Mitteilungen über Amphioxus. Zool. Anz., Bd. VIII.

Hoffmann, 1886: Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLIV.

Derselbe, 1889: Zur Entwicklung der Urogenitalorgane bei Reptilien. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLVIII.

Jarvis, 1910: The segregation of the germ-cells of Phrynosoma cornutum. Prel. not. Biol. Bull. Woods Hall, Vol. XV.

Kuschakewitsch: Über den Ursprung der Urgeschlechtszellen bei Rana esculenta. Vorl. Mitt. Sitz.-Ber. Akad. München, Bd. XXXVIII.

Levi, 1905: Lesione sperimentali sull' abbozzo urogenitale di larva di Anfibî e loro effetti sull' origini delle cellule sessuali. Arch. Entw.-Mech., Bd. XIX.

Loeb, Leo, 1911: Über die Bildung des Pigments in der regenerierenden Haut. Arch. Entw.-Mech., Bd. 32, S. 87.

Ludwig, 1874: Die Eibildung im Tierreich. Arb. zool.-zoot. Inst Würzburg, Bd. I.

Maas, 1897: Über die Entwicklungsstadien der Vorniere und Urniere bei Myxine. Zool. Jahrbuch, Anat. Abt., Bd. X.

Mac Leod: Développement de l'appareil reproducteur femmelle des Téléostéens. Arch. Biol., T. II.

Meirowsky, E., 1908: Über den Ursprung des melanotischen Pigments der Haut und des Auges. Leipzig.

Mihalkowitz, 1885: (Mihalkowitz) Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys., Bd. II.

Nussbaum, 1880: Zur Differenzierung des Geschlechtes im Tierreich. Arch. mikr. Anat., Bd. XVIII.

Derselbe, 1903: Zur Entwicklung des Urogenitalsystems beim Huhn. C. R. Assoc. des Anat., 5e sess. Liège.

Rubaschkin, 1908: Über die Urgeschlechtszellen bei Säugetieren. Anat. Hefte, I. Abt., Bd. XXXIX.

Schreiner, 1904: Über das Generationsorgan von Myxine glutinosa. Biol. Zentralbl., Bd. XXIV.

Semon, 1887: Die indifferente Anlage der Keimdrüse beim Hühnchen und ihre Differenzierung zum Hoden. Jena. Zeitschr. Naturw.

Semper, 1875: Bildung und Wachstum der Keimdrüsen bei den Plagiostomen. Zentralbl. Med. Wiss.

Tornier, 1911: Vortrag, gehalten in der deutschen Gesellschaft für volkstümliche Naturkunde. Naturw. Wochenschr., Bd. XXVI, N. F. X.

Trinci, 1908: L'evoluzione dell' elemento cromatico nell' oogenesi dei Sauri durante il primo periodo postgoniale. Mem. Accad. Sc. Bologna, T. V.

Waldeyer, 1906: Die Geschlechtszellen. In Hertwigs Handbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, bei Gustav Fischer, Jena, Bd. I.

Winkler, 1910: Studien über Pigmentbildung. Arch. Entw.-Mech.

Wilson, 1906: The cell in Development and Inheritance. Bei Macmillan & Co., London

Woods, 1902: Origin and Migration of germ-cells in Acanthias. Amer. Journ. Anat., Vol. V. 1.

Winiwarter und Sainmont, 1909: Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères. Arch. Biol., T. XXIV.

Zarnick, 1903: Über die Geschlechtsorgane von Amphioxus. Zool. Jahrb., Anat. Abt. Bd. XXI.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. IV und Va.

Allgemeine Bezeichnungen.

Aort.	= Aorta.	Pigm. Z.	= Pigmentzelle.
Archent.	= Archenteron.	Pronephr.	= Vorniere.
Chord.	= Chorda dorsalis.	R. M.	= Radix Mesenterii.
Coel.	= Coelom.	Simil.	= Urgeschlechtszellen ähnliche Zellen.
Cardiobl.	= Cardioblast.		
Ekt.	= Ektoderm.	Sklerot.	= Sklerotom.
Ent.	= Entoderm.	Som.	= Somit
Ext. U. G. Z.	= Extraregionale Urgeschlechtszelle.	Sompl.	= Somatopleura.
		Splpl.	= Splanchnopleura
Foll. Z.	= Follikelzelle.	Stpl.	= Seitenplatte.
Gonot.	= Gonotom.	Subchord.	= Subchorda.
H. Ep.	= Hüllepithel.	U. G. Z.	= Urgeschlechtszelle.
Medull.	= Medullarrohr.	ventr. Mesbl.	= ventraler Mesoblast.
Myot.	= Myotom.	V. card.	= Vena cardinalis.
Nephrost.	= Nephrostom.	V. s.	= Blutgefäss.
Nephro.	= Nephrotom.	W. G.	= Wolffscher Gang.

Tafel IV.

Fig. 1. Querschnitt durch die Genitalregion einer frischgeschlüpften Larve, Stadium J.

Fig. 2. Querschnitt durch die Genitalregion eines 19tägigen Embryos, Stadium H.

Fig. 3. Frontalschnitt durch die Genitalregion eines 18tägigen Embryos, Stadium G.

Fig. 4. Querschnitt durch die Genitalregion eines 17—18tägigen Embryos mit extraregionalen Urgeschlechtszellen.

Fig. 5. Querschnitt durch die Genitalregion eines 18tägigen Embryos mit extraregionalen Urgeschlechtszellen, von denen die eine in das Somit hineinverlagert erscheint.

Fig. 6. Querschnitt durch das hinterste Ende der Genitalregion eines 14tägigen Embryos, Stadium F.

Fig. 7. Querschnitt durch den hinteren Teil der Genitalregion eines 17tägigen Embryos, Stadium E.

Fig. 8. Querschnitt durch die Genitalregion eines 12tägigen Embryos, Stadium D. Die Seitenplatte ragt nicht unter den Urgeschlechtszellen hervor.

Fig. 9. Den Urgeschlechtszellen ähnelnde Zellen des Entoderms und der Chorda dorsalis eines 12tägigen Embryos.

Fig. 10 und 11. Querschnitte durch das vordere und das hintere Ende der Genitalregion eines 10tägigen Embryos, Stadium C.

Tafel Va.

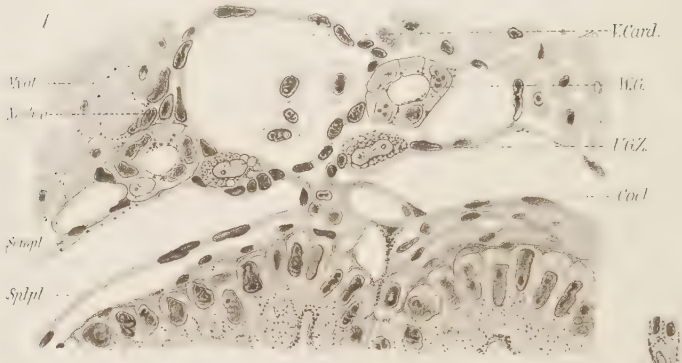
Fig. 12. Querschnitt durch einen 7—8tägigen Embryo, Stadium B. Der Schnitt durch die vordersten Somite geführt.

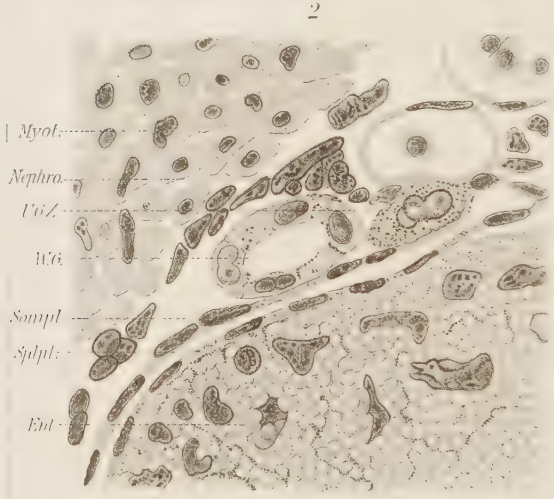
Fig. 13. Querschnitt durch einen 7—8tägigen Embryo, Stadium B. Der Schnitt durch das hintere Ende der Genitalregion geführt.
Fig. 14. Querschnitt durch das Mesoderm eines 7—8tägigen Embryos. Stadium B, an einer Stelle, wo es ungegliedert ist.
Fig. 15. Gonotom eines 6—7tägigen Embryos, Stadium B, mit Urgeschlechtszellen darin.
Fig. 16 und 17. Den Urgeschlechtszellen ähnelnde Zellen des Ektoderms aus der Umgebung einer Hautsinnesorgananlage.
Fig. 18. Pigmentierte Ektodermzelle in Aufsicht.
Fig. 19. Querschnitt durch Gonotom, Wolffschen Gang und Seitenplatte, der Querschnitt des Wolffschen Ganges ungewöhnlich gross.
Fig. 20. Querschnitt durch die Genitalregion einer etwa 40tägigen Larve.
Fig. 21 und 23. Querschnitte durch die Genitalregion ältester Larven.
Fig. 22. Sagittalschnitt durch die Urgeschlechtsanlage einer 30—40tägigen Larve. (Fig. 25.)
Fig. 24. Querschnitt durch die Genitalregion einer ältesten Larve mit einer extraregionalen Urgeschlechtszelle über dem rechten Wolffschen Gang.

Lebenslauf.

Ich, Karl Reinhold Schapitz, bin geboren am 6. Juli 1887 als Sohn des Oberpostassistenten Reinhold Schapitz und seiner Ehefrau Emma geborene Wolff zu Schoenebeck an der Elbe. Von Ostern 1893 bis Michaelis 1893 besuchte ich die Schule der Pestalozzi-Stiftung in Pankow bei Berlin, von Michaelis 1893 bis Ostern 1896 die städtische Mittelschule in Quedlinburg am Harz, von Ostern 1896 bis Ostern 1907 das königliche Gymnasium daselbst, das ich mit dem Zeugnis der Reife verliess. Vom Sommersemester 1907 bis Sommersemester 1911 studierte ich dann in Halle an der Saale Naturwissenschaften und promovierte am 31. Juli 1911 auf Grund der vorliegenden Arbeit zum Doctor philosophiae.

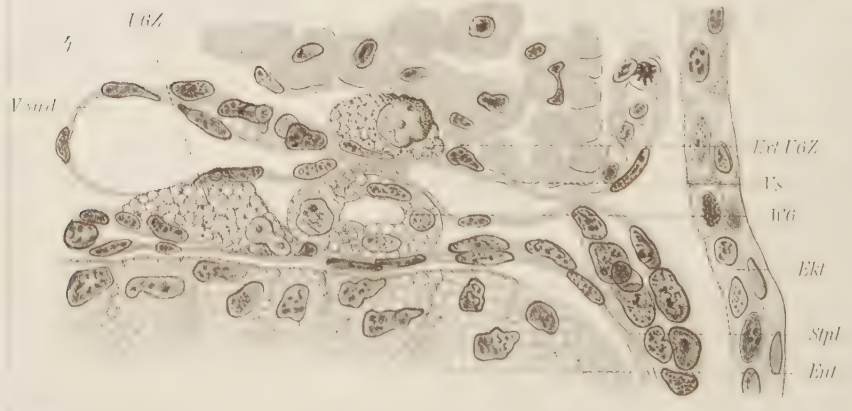
Während meines Studiums hörte ich bei folgenden Dozenten: Brandes, Brüel, Dorn, Ebbinghaus (†), Eisler, Fries, Gebhard, Goldschmidt, Grenacher, Gutzmer, Haecker, Karsten, Klebs, Krüger, Küster, Menzer, Mez, Noll (†), Roux, Taschenberg, Volhard (†), Vorländer, Wüst.


1
V.Card.
Myot
Nephro
WG
UGZ
Coel
Soupl
Splpl

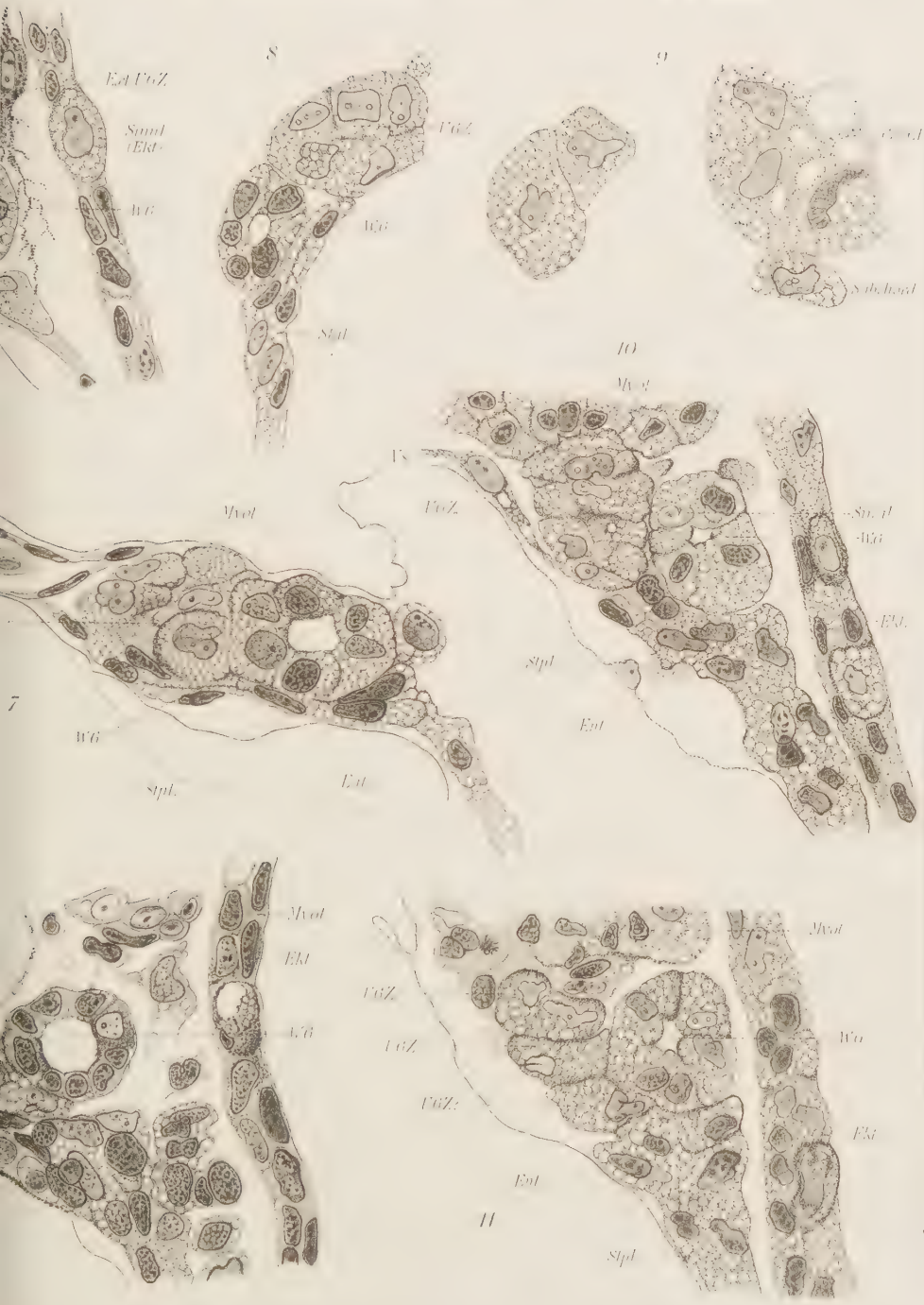

2
Myot
Nephro
UGZ
WG
Soupl
Splpl
Ent

5
UGZ
Stpl

3
Ekt
Myot
UGZ
WG
Vs
UoZ
Ent
Vs

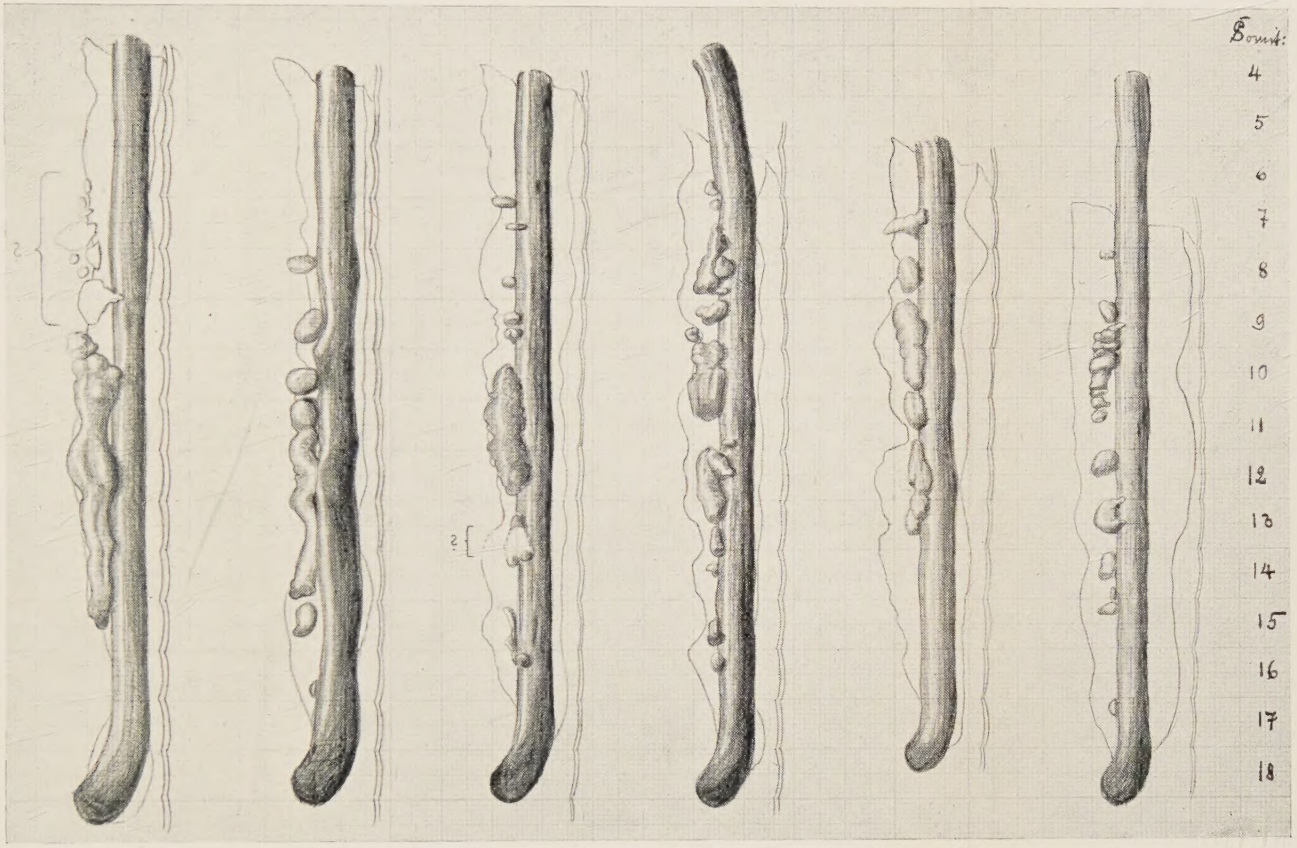

UGZ
4
Vsacl
Ekt UGZ
Vs
WG
Ekt
Stpl
Ent

UGZ
Vs


Ekt UGZ
Smd
Ekt
WG
7
Mvot
WG
Spl.
Ekt
8
UGZ
WG
Spl
9
Ekt
Subchord
10
Mvot
UGZ
Spl
Ekt
11
Mvot
UGZ
UGZ
UGZ
Ekt
Spl

12
Medull.
Chord.
13
Gonot.
Stpl
14
15
16
Sinnesorgan
17
Sinnesorgan
Anlage eines Hautsinnesorgans
aussen
innen

Sompl.
Splpl.
23
24
Splpl
22
21
Nephrost.
Splpl



10 Tage 12 Tage 13 Tage 14 Tage 15 Tage 16 Tage

Fig. 25.

Rekonstruktion der Wolffschen Gänge und der Urgeschlechtsanlagen verschiedener Altersstufen. (Vergl. jedoch dazu die Schematafel!)

Die Rekonstruktionsbilder zeigen in plastischer Darstellung den rechten Wolffschen Gang bis zur Einmündung in den Darm und an ihm die Genitalanlage der rechten Seite. Rechts vom Wolffschen Gang ist die horizontale Schnittfläche des Ektoderms in der Höhe des horizontalen Durchmessers des Wolffschen Ganges dargestellt, um die Lage der Somite anzudeuten. Links und rechts vom Wolffschen Gang sind die oberen Ränder der Seitenplatte eingezeichnet.

Die Rekonstruktionen wurden in der Weise hergestellt, dass jeder fünfte Schnitt mit der Camera gezeichnet und auf die Horizontalebene projiziert wurde. Die dazwischenliegenden Schnitte wurden nach Augenmaß eingetragen. Die so erhaltenen Rekonstruktionen wurden unter Zugrundelegung eines Einheitsmaßes (die Länge eines Somits ist für alle Stadien gewählt) verkleinert.